

Ökologie und Verhalten der Schwanzmeise
(*Aegithalos caudatus* L.)

INAUGURAL-DISSERTATION

zur Erlangung der Doktorwürde
der Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Ludwig-Maximilians-Universität
München

vorgelegt von

Helgard Riehm

aus Neckarhausen a. N.

1969



1. Berichterstatter: Dr. I. EIBL-EIBESFELDT (MPIV — Seewiesen)
2. Berichterstatter: Prof. Dr. J. JACOBS (Zool. Institut — München)

Tag der mündlichen Prüfung: 3. 12. 1969

Aus dem Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie, Vogelwarte Radolfzell
(Dr. H. LÖHRL) und dem Zoologischen Institut der Universität München
(Prof. Dr. J. JACOBS)

Ökologie und Verhalten der Schwanzmeise (*Aegithalos caudatus* L.)

Von HELGARD RIEHM

Mit 34 Abbildungen

Summary¹⁾

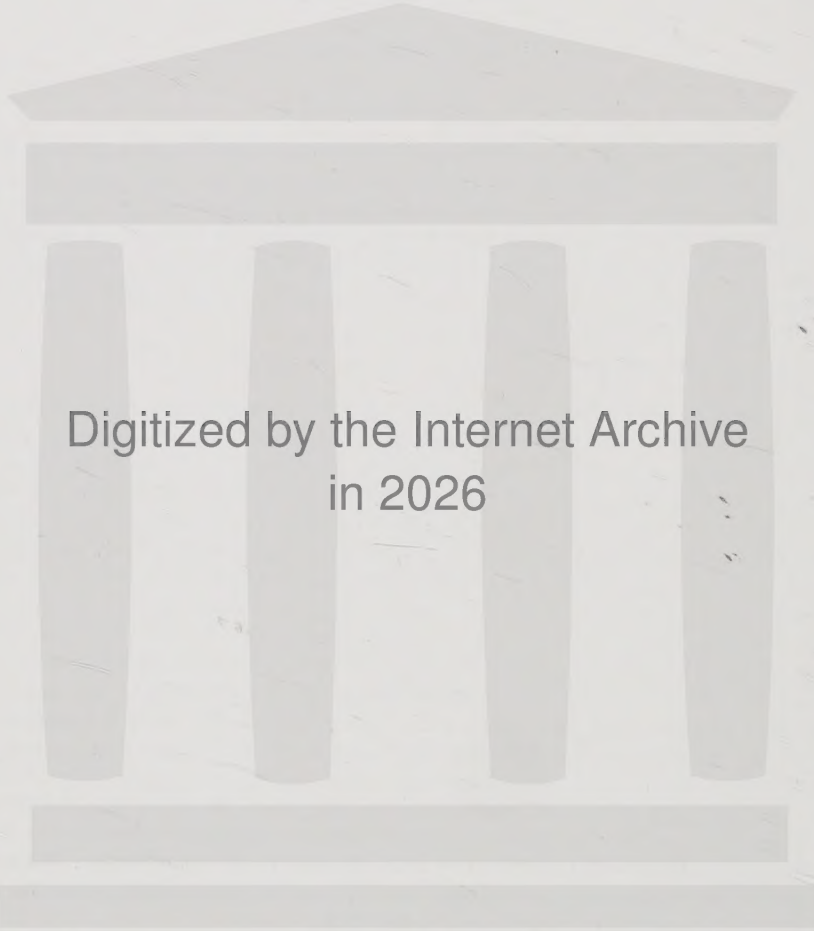
In this study, the principal subject of investigation was the adaptive value of social behaviour patterns in the Longtailed Tit. Observations were made on a wild-living, colour-ringed population on the Bodensee and another population on the lower Inn. Three groups of hand-reared birds were studied in aviaries. Ringing data from the bird-stations of Radolfzell and Helgoland were the basis for calculating mortality rates. The comprehensive material by GIBB (1954) on Great, Blue and Long-tailed Tits was consultes in assessing the ecological feeding niches, as well as the author's own evidence.

The ecological niche

Meteorological factors had only a limited influence on population dynamics. Nest losses attributable to weather conditions were slight, at 8 %. The heat-insulating function of the nest is very high. In comparison with a natural hole of the Willow Tit (*Parus montanus*) the decrease in the nest temperature is significantly less. Ringing data indicate that, if compared with the Great Tit, there is a considerably lower loss after fledging, as well as during the winter. The median expectation of life for a fledgling Long-tailed Tit is nine months longer. The main reason for this ought not to be a difference in the feeding ecology, since the investigation showed a considerable overlapping of the ecological niches in July, in contrast with a good niche separation in winter from those of the Great and Blue Tit. If searching for food, the Long-tailed Tit uses the outermost small branches and the points of twigs, and the surrounding air space, whereas the Blue Tit prefers somewhat thicker small branches, both living and dead, and the Great Tit chooses thick branches and boles, as well as feeding on the ground. There is no adaptation to particular tree species or heights. The long tail, short, round wings, the relatively long legs as well as the short bill are considered as an adaptation to the species-specific niche. Typical behaviour patterns such as feeding while hanging are also linked with this. Losses of fledglings by predation are low and probably insignificant for population dynamics. On the other hand, the decisive factor for population loss is the pressure from nest predators. The Jay alone destroys about 50 % of all nests and the total loss in the Bodensee population amounted to 76 %, and in England, according to Lack, to as much as 84 %.

A number of adaptations have been developed to meet this loss through nest predators. The nest is camouflaged by mimicing tree bark and by sealing the entry. The variable site of the nest, linked with regular distribution of the territories is probably an adaptation against nest predators' systematic searches. The typical quivering flight in the neighbourhood of the nest

¹⁾ Für die Übersetzung danke ich Miss R. Jellis, Pinner Hill, England.



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41555022_0020

possibly shows behavioural mimicry. The relatively short nestling period and the frequent instances of young being reared by more than two adult birds increases the post-fledging chances of the surviving broods. These adaptations, as well as roosting in close contact, give an adaptive value in an increased chance of survival: approximately 50% as compared with the Great Tit which lacks these behaviour patterns. This compensates so completely for the nest losses that the situation is the exact reverse of that in the Great Tit, where low nest losses are set opposed to high death-rate of fledglings and higher losses in winter.

Social Behaviour

The long term sociality of groups, or parties of birds, and communal roosting in close contact are characteristic of the Long-tailed Tits. Immediately after fledging, the young birds gather into a closely packed row in which they are also fed. At the age of three weeks, juvenile displays begin, in the course of which a linear hierarchy is established, from which the females appear to be independent. This is most obvious in the evening assembly, in which the strongest flies in the middle. The juvenile party remains intact up to the courtship period the following spring, although several parties may mingle during the day for communal food-search. In the evening, the individual parties separate again. Pair formation takes place in early spring when two or more parties generally meet at a communal display ground. This obviously maintains the gene flow and hinders the formation of sibling pairs. The newly formed pairs attach themselves to the established adult parties and in the course of the breeding period are accepted by them at the communal roost. In contrast with the juvenile parties, adult parties maintain a permanent preferred range, and in the breeding season this is divided into the territories of the individual pairs. Courtship and pairing take place within a party in January and February. The most important social behaviour patterns are described in detail.

The ecological function of the social organisation

Two components, in particular, are typical: roosting in close contact reduces casualties from weather conditions and thereby gives the successfully fledged young an increased chance of survival. Territorial behaviour during the breeding season prevents too close an alliance, e.g. the formation of colonies, and should thereby increase the chance of individual nests remaining undiscovered. Nevertheless the integrity of the party is not lost and the nests are close enough together for the other members of the party to be known. The result of this is the opportunity for a shared rearing of the young.

The social organisation of the Long-tailed Tit forms a compromise between the conflicting tendencies imposed by predator pressure and abiotic environmental pressure. The former tends towards a scattering of the population, the latter towards sociality.

Inhaltsverzeichnis

Einleitung	341
Material und Methode	341
Teil I: Die ökologische Nische.	343
1. Abiotische Einnischung	343
1.1. Großräumige Verbreitung	343
1.2. Der Einfluß des Wetters und Anpassungen an die abiotische Umwelt	343
1.2.1. Wetterbedingte Auslösung von Balz und Nestbaubeginn	343
1.2.2. Höhe und Standort der Nester	344

1.2.3.	Die wärmeisulatorische Funktion des Nestes	347
1.2.4.	Die Mortalitätsverhältnisse nach dem Ausfliegen	349
a)	Sterblichkeit der Jungvögel	349
b)	Sterblichkeit der Erwachsenen	351
c)	Diskussion	354
2.	Biotische Einnischung	354
2.1.	Der Biotop	354
2.2.	Die nahrungsökologische Nische	354
2.2.1.	Wahl der Nahrungsbäume	355
2.2.2.	Ort der Nahrungssuche	357
2.2.3.	Art der Nahrung	360
2.2.4.	Die relative Nahrungsknappheit	361
2.2.5.	Morphologische und Verhaltensanpassungen an die artspezifische Nische im Biotop	363
2.2.6.	Diskussion	366
2.3.	Feinde	367
2.3.1.	Populationsdichte und Nesträuber	369
2.3.2.	Anpassungen an die hohen Verluste durch Nesträuber	370
2.4.	Populationsökologische Konsequenzen	373
2.5.	Diskussion: „The place in which to live“	375
Teil II:	Das Sozialverhalten	375
1.	Die soziale Organisation	375
1.1.	Die Populationsstruktur	375
1.2.	Die Sozialstruktur	377
1.2.1.	Der Jungenschwarm	377
1.2.1.1.	Das Ausfliegen aus dem Nest	377
1.2.1.2.	Die Rangordnung	380
1.2.1.3.	Die Jugendbalz	381
1.2.1.4.	Herbst- und Winterschwarm	382
1.2.1.5.	Balz und Verpaarung	383
1.2.1.6.	Die Funktion des Balzplatzes	383
1.2.1.7.	Schwarmauflösung und Reviergründung — Übergang in den Erwachsenenschwarm	383
1.2.2.	Der Erwachsenenschwarm	384
1.2.2.1.	Verhalten im Herbst und Winter	384
1.2.2.2.	Balz und Verpaarung	385
1.2.2.3.	Schwarmauflösung und Reviergründung	385
1.2.2.4.	Brutzeit	386
1.2.2.5.	Gemeinsame Jungenaufzucht	386
1.2.2.6.	Der Zusammenschluß zum Erwachsenenschwarm	388
2.	Ökologische Funktion der sozialen Organisation	389
2.1.	Das Territorialverhalten	389
2.2.	Das Sozialverhalten	389
2.2.1.	Das Kontaktschlafen	389
2.2.2.	Die Rangordnung	389
3.	Struktur und Vergleich der wichtigsten Verhaltensmuster der Schwanzmeise	390
	Zusammenfassung	395
	Literatur	396

Einleitung

Die Zusammenhänge von Ökologie und Verhalten hat man bisher nur an wenigen Vogelarten untersucht (IMMELMANN 1967, KLOPFER 1968). Insbesondere fehlen Versuche, den adaptiven Wert einzelner Verhaltensweisen quantitativ zu bestimmen und damit deren Selektionsvorteile zu erfassen. Ziel der vorliegenden Untersuchung ist es daher, den Selektionsvorteil des Sozialverhaltens der Schwanzmeise zu untersuchen und im Vergleich mit den ökologisch nächststehenden Formen ihrer Umwelt, den echten Meisen (Gattung *Parus*), quantitativ abzuwägen. Die Schwanzmeise war dazu besonders geeignet, da eine Fülle von Einzeluntersuchungen über Ökologie und Verhalten der echten Meisen vorlagen (HINDE 1952, KLUIJVER 1951 u. a.) und die Vergleichsbasis abgaben. Untersuchungen über die Schwanzmeise wurden von GIBB (1954), LACK (1958), LÖHRL (1964), NAKAMURA (1962, 1967) und OWEN (1944) durchgeführt.

Für die Überlassung des Themas und die Bereitstellung eines Arbeitsplatzes danke ich Herrn Dr. H. LÖHRL, Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie, Möggingen, und für die Übernahme der Arbeit Herrn Dr. I. EIBL-ELBESFELDT, Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie, Seewiesen. Herrn Prof. Dr. J. JACOBS, Zoologisches Institut der Universität München, bin ich für anregende Diskussion und seine theoretische Einführung in die Ökologie zu größtem Dank verpflichtet. Für wichtige Hinweise und Hilfe bei der Beschaffung von Literatur möchte ich mich außerdem bei Dr. J. NICOLAI (Seewiesen) und Dr. G. DIESSELHORST (Zoologische Staatssammlung München) bedanken. Die Arbeit wurde mit Mitteln der Max-Planck-Gesellschaft gefördert.

Material und Methode

Die Beobachtungen und Freilanduntersuchungen, die dieser Arbeit zugrunde liegen, habe ich in den Jahren 1964–1969 durchgeführt. Von 1965–1967 studierte ich in den Laubmischwäldern der Umgebung der Vogelwarte Radolfzell (47.44 N/9.00 E) (Möggingen, Güttingen und Markelfingen) eine buntberingte Freilandpopulation der Schwanzmeise. Das Verteilungsmuster einer anderen Population konnte an den großen und zusammenhängenden Auen und Laubmischwäldern am unteren Inn (Aigen am Inn 48.19 N/13.16 E) 1968 und 1969 aufgenommen werden.

Die Vogelwarten Helgoland und Radolfzell stellten mir die unveröffentlichten Beringungs- und Wiederfunddaten der Schwanzmeise zur Verfügung. Ich habe sie bis 1967 ausgewertet. Die Sterberate der Kohlmeise (*Parus major*) wurde aus unveröffentlichten Detailuntersuchungen der Vogelwarte Radolfzell ermittelt. Angaben zur Brutbiologie der Meisen stellte H. LÖHRL, Möggingen, zur Verfügung. Auch die Daten der Vogelschutzstation Braunau (G. ERLINGER, unpubl.) konnten benutzt werden.

30 niedere Nester der Population bei Möggingen, die sich zum Untersuchen der Brutbiologie eigneten, habe ich zum Schutz gegen den Eichelhäher eingezäunt (Abb. 1). Aus 7 von ihnen flogen Junge aus. Das entspricht genau dem von mir ermittelten allgemeinen Ausfliegerfolg nicht künstlich geschützter Nester von 23 % (vgl. 2.4.). Für die Berechnungen des Ausfliegerfolges ist der Effekt des Einzäunens daher vernachlässigbar, da der entsprechende Prozentsatz von Gelegen von Mäusen u. a. zerstört wurde. Die Höhe der Nester wurde mit einem Baumhöhenmesser genau bestimmt. Außen- und Innentemperaturen der Nester maß ich gleich-



Abb. 1. Eingezäuntes Schwanzmeisennest.

zeitig mit zwei Laborthermometern. Im Laufe der 6 Jahre habe ich — verteilt über alle Tages- und Jahreszeiten — etwa 3400 Stunden beobachtet. 1964, 1965, 1966 und 1968 zog ich 6 Tage alte Schwanzmeisen von Hand auf. Nach dem Selbständigwerden kamen sie in Käfige von 0,375 bis 1 m³ bzw. Volieren von 32 m³ Größe. Die Freilandvolieren waren mit Büschen bepflanzt. Eine Schwanzmeise habe ich auf mich geprägt, eine andere wurde zu Beginn der Rangordnungskämpfe abgetrennt und isoliert gehalten. Alle handaufgezogenen waren zahm und ohne jede Scheu gegenüber dem Pfleger. Die jungen Schwanzmeisen erhielten neben Eifutter auch Ameisenpuppen. Erwachsenen Schwanzmeisen gab ich Eifutter (Milumil, Alete Nährzucker und Milupa Hafertrockenschleim mit hartgekochtem Ei), handelsübliches fettes Fertigfutter, Kalk und viel Lebendfutter. Im Sommer wurde dieses mit einer Lichtfalle gefangen, im Winter bestand es aus *Drosophila Mutante vestigial*¹⁾ und Mehlmotte (*Ephestia kuehniella*).

Die Ergebnisse der Verhaltensuntersuchung an den handaufgezogenen Vögeln konnten, vor allem an der buntberingten Population, im Freiland überprüft werden. Die Unterscheidung der Geschlechter war nach kurzer Zeit am Verhalten möglich und ließ sich durch Sektion von 12 Tieren bestätigen. In einer Reihe von Fällen konnte ich das Geschlecht bei Kopula, Ablegen der Eier und Brüten in der buntberingten Population auch im Freiland feststellen.

1) die dankenswerterweise Prof. Dr. H. J. BECKER vom Zoologischen Institut der Universität München bereitstellte.

Teil I: Die ökologische Nische

Die kausale Untersuchung von Verteilung und Häufigkeit einer Tierart ist Gegenstand der Ökologie (ANDREWARTHA & BIRCH 1954). Daraus ergeben sich für die Untersuchung der ökologischen Nische der Schwanzmeise folgende Fragestellungen: 1. Welche äußeren Faktoren bedingen Verteilung und Häufigkeit der Schwanzmeise in ihrer natürlichen Umwelt? 2. Durch welche morphologischen, physiologischen und verhaltensphysiologischen Anpassungen ist das Muster von Häufigkeit und Verteilung dieser Art zu erklären?

1. Abiotische Einnischung

1.1. Großräumige Verbreitung

Die Schwanzmeise ist ein palaearktischer Faunentyp. Ihre Verbreitung ist transpalaearktisch. Sie kommt in den borealen, gemäßigten und mediterranen Zonen vor. Die Verbreitungsgrenzen liegen ungefähr zwischen den Juli-Isothermen von 14–17 °C im Norden und 27 °C im Süden (VOOUS 1962, JOHANSEN 1944, MERIKALLIO 1958).

Die Schwanzmeise stellt keine besonderen Ansprüche an die Luftfeuchtigkeit. Sie lebt sowohl in feuchten Auwäldern und Laubmischwäldern, als auch in Trockenwäldern und Mittelmeermacchie. Der Luftfeuchtigkeit als Umweltskomponente dürfte somit keine entscheidende ökologische Bedeutung zukommen.

1.2. Der Einfluß des Wetters und Anpassungen an die abiotische Umwelt

Der Einfluß der Umweltskomponente „Wetter“ umschreibt die gemeinsamen Wirkungen der Faktoren „Temperatur“, „Luftfeuchtigkeit“, „Wind“ und „Licht“ an genau derjenigen Stelle, an der die betreffende Art lebt. Diese ökologische Anwendung (ANDREWARTHA 1961) ist vom meteorologischen Begriff „Wetter“ zu unterscheiden. Die Isolierung der wirksamen Einzelkomponenten ist — vor allem bei Homoiothermen — nicht einfach und bei populationsdynamischen Freilandsuntersuchungen praktisch nicht durchführbar. Hinweise auf besonders stark wirksame Komponenten des Wetters können jedoch spezielle Anpassungen des betreffenden Organismus geben, deren Untersuchung daher wesentliche Bedeutung zukommt.

1.2.1. Wetterbedingte Auslösung von Balz und Nestbaubeginn

In den ersten warmen Wintertagen im Januar beginnen die Schwanzmeisen eines Erwachsenenschwarmes zu balzen. Die früheste Beobachtung einer Balz konnte ich am 22. 1. 1967 bei 0 °C und leichtem Föhnwind im Englischen Garten in München machen. Die Paarbildung erfolgte dann innerhalb weniger Tage, da ich am 30. 1. bereits einzelne Paare bei ersten Nestbauintensionsbewegungen beobachten konnte. Balz, Paarbildung und Reviergründung finden bei günstigem Wetter von Mitte Ja-

nuar bis Februar statt. In dieser Zeit angefangene Nester werden in der nächstfolgenden Schlechtwetterperiode aufgegeben. Am 22. 2. 1967 baute beispielsweise ein Paar in ca. 20 Meter Höhe einer Fichte ein Nest. In der darauffolgenden Schlechtwetterperiode wurde das Nest wieder aufgegeben. Am 22. 3. baute das Paar ca. 40 Meter vom Nest entfernt ein neues (die Vögel waren buntberingt). Ein im März begonnenes Nest wird dagegen trotz Schnee und Kälte nicht mehr aufgegeben. So baute ein Paar am 29. 3. 1966 bei Schneefall und 4 °C Lufttemperatur eifrig an einem halbfertigen Nest, das am 22. 3. angefangen worden war. Aus diesem Nest flogen am 20. 5. neun Junge aus.

Einen ähnlichen Einfluß des Wetters auf die Auslösung der Balz beschrieb M. NICE 1937 für den Singammer (*Melospiza melodia*).

1.2.2. Höhe und Standort der Nester

D. und E. LACK (1958) bezeichneten den Niststandort der Schwanzmeise als den variabelsten aller britischen Singvögel. ARMSTRONG (1958), CSABA (1952—1954), ISENMANN & SCHMITT (1966), NAKAMURA (1962), OWEN (1944), PFEIFER (1938), ROBERTSON & PORTER (1952), SAGER (1937, 1944) und ZETTL (1962) brachten Beispiele für variable Niststandorte — von Bodennestern bis in die Baumwipfel. Dabei handelte es sich nicht um Ausnahmen, sondern — wie meine Aufzeichnungen aller Niststandorte einer Population (Tabelle 1) zeigten — um Beispiele aus der großen Variationsbreite. Nach LACK (1958) beobachtete DURANGO in Schweden zwei Fälle, in denen die Schwanzmeise in Nistkästen brütete.

Tabelle 1 Höhenverteilung stehender und hängender Nester

Höhe (m)	0—5	5—10	10—15	15—20	20—25	25—30	30—35	Summe
stehend	38	18	5	4	3	—	—	68
hängend	—	4	3	3	5	5	2	22

Man kann zwei „Typen“ unterscheiden: die stehenden Nester in Astgabeln und Quirlen von Laub- und Nadelbäumen und die hängenden — im Stile von Goldhähnchennestern — in den äußeren Zweigspitzen von Nadelbäumen. Bautechnik und Anlage beschreiben ACLAND et al. (1924), BROWN (1924), CLODIUS (1890, 1891), FAUST (1965), GAIT & TUCKETT (1924), GENTZ (1955), HEINROTH (1926), MAXSE (1950), MELDE (1957), NAKAMURA (1962), OWEN (1944), PFEIFER (1948) und ADDICOTT (1938) für die amerikanische Schwanzmeise (*Psaltiriparus minimus*).

Zwischen den beiden Nestbautypen ist kein wesentlicher Unterschied, denn beide brauchen Stützzäste. Bei 90 Nestern betrug das Verhältnis von stehenden zu hängenden 68 : 22 = 3 : 1. Schwanzmeisen bauen in allen möglichen Höhenregionen der Bäume. Wie Tabelle 1 zeigt, sind die stehenden Nester bevorzugt in tieferen, die

hängenden in höheren Bereichen, entsprechend der Verteilung von Ästen und Quirlen. Abb. 2 zeigt die Höhenverteilung der Nester in England und Schweden (nach Daten von LACK 1958) und am Bodensee (eigene Daten).

Bei Verlust eines Nestes baut das Paar das nächste Nest gewöhnlich in der gleichen Höhe, doch kann ein Paar Bautyp und -höhe auch wechseln. So baute ein Paar zunächst in 1,50 Meter und dann in 34,20 Meter Höhe. Der Wechsel von stehenden zu hängenden Nestern ist nicht die Regel. Die Männchen, die den Nistplatz wählen, scheinen einen Typ zu bevorzugen. So beobachtete ich 1965 ein buntheringtes Paar, das zuerst zwei hängende, dann zwei stehende Nester baute. Beim Wechsel des Nesttypes war eine Umpaarung des Männchens erfolgt. Aus der Tabelle 2 geht hervor, daß die Schwanzmeise keine bestimmte Baumart für die Anlage des Nestes

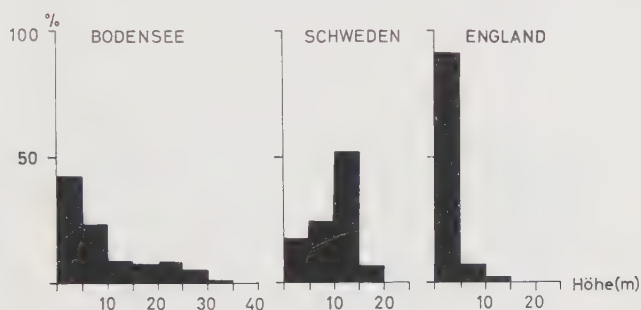


Abb. 2. Prozentuale Verteilung von Schwanzmeisennestern in Süddeutschland (90 Nester), Schweden (126 Nester — DURANGO nach LACK 1958) und England (307 Nester — LACK 1958).

Tabelle 2

Baumart	Anzahl der gefundenen Nester	Anzahl der von Nesträubern zerstörten Nester
Fichte (hängend)	21	6
Fichte (stehend)	12	5
Buche	14	5
Apfel- und Birnbaum	10	5
Eiche	6	3
Robinie	5	4
Kastanie	4	2
Efeu	3	2
Pappel	3	1
Eibe	1	1
Kiefer	1	—
Clematis	1	—
Douglasie	1	—

bevorzugt, sondern die Verteilung der Häufigkeit der Bäume etwa entspricht. Die Anlage des Nestes erfolgt so, daß die Sonneneinstrahlung optimal ausgenutzt wird. Eine Ausrichtung nach der Sonnenseite richtet sich nach den örtlichen Gegebenheiten und unter Umständen nicht direkt nach der Himmelsrichtung (vgl. Abb. 3). Die Südseite ist allerdings stark bevorzugt. Die Schwanzmeisennester werden weder auf einen Bautyp, noch auf eine Vorzugshöhe, noch auf eine bestimmte Stelle am Baum festgelegt, sondern an allen bautechnisch möglichen Orten von Bäumen und Sträuchern errichtet. Die Nester sind daher weitgehend statistisch im Raum verteilt (vgl. dazu 2.6. Nesträuber).

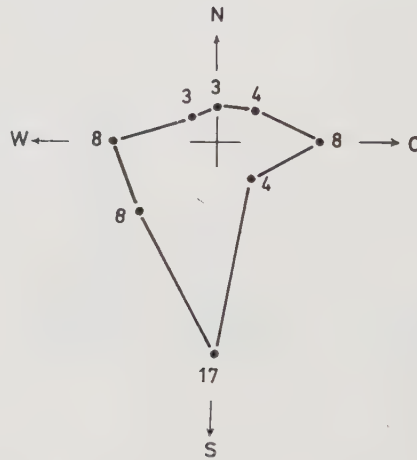


Abb. 3. Richtung der Einflugöffnung von 55 Schwanzmeisennestern.

Tabelle 3 Wärmespeichervermögen des Schwanzmeisennestes im Vergleich zur Weidenmeisenhöhle (Naturhöhle) und zur Temperaturabnahme in Luft

a) Außentemperatur 10 °C	
	nach 20 Minuten
Schwanzmeisennest	22,9 °C
Weidenmeisenhöhle	17,3 °C
Luft	10,0 °C
b) Außentemperatur 20 °C	
	nach 20 Minuten
Schwanzmeisennest	28,2 °C
Weidenmeisenhöhle	23,7 °C
Luft	20,7 °C

Bem.: Gemessen wurde die Temperaturabnahme einer auf 40 °C erwärmten Plastilinkugel von 4 g Gewicht an der Stelle des Nestes, an der sich die Eier befinden.

1.2.3. Die wärmeisulatorische Funktion des Nestes

ADDICOTT (1938) hielt das Nest der amerikanischen Schwanzmeise (*Psaltiriparus minimus*) für einen Wärmespeicher, dessen Vorteil darin liegt, daß der Vogel an kühlen und regnerischen Tagen das Nest bis zu 20 Minuten verlassen kann, ohne das Gelege zu gefährden. Das *Psaltiriparus*-Nest ist sehr ähnlich dem der europäischen Schwanzmeise. Dies ist ebenfalls ein ausgezeichneter Wärmespeicher und -isolator, gebaut mit Spinnfäden, Flechten, Moos, dünnen Grashalmen, Wolle und bis zu 2000 Federn und mehr (Abb. 4 und 5). OWEN (1944), der die Federn von sechs Nestern auszählte, erhielt einen Mittelwert von 1558 Federn, bei einem Maximum von 2084. Zwei von mir ausgezählte Nester enthielten 1682 und 2033 Federn. Entsprechende Werte erhielten auch ASTLEY (1923), CORBET (1923), MUSSELWHITE (1923) und SAVAGE (1923). Nicht alle Federn werden eingetragen, sondern bestimmte Größen bevorzugt (2—4 cm). Fast immer handelt es sich um Kleingefieder, nur in Ausnahmefällen wird Großgefieder von Singvögeln eingetragen („Prinzip der Daunen-



Abb. 4. Schwanzmeisennest. Foto: H. LÖHRL.



Abb. 5. Geöffnetes Schwanzmeisennest: Die Innenwand mit dichten Federreihen ausgekleidet. Foto LÖHRL.

auspolsterung“). Das Verhältnis von großen (mehr als 4 cm) zu kleinen (kleiner als 4 cm) Federn beträgt 1 : 5,8. Bei fortgeschrittener Jahreszeit, wenn das Nest in großer Eile gebaut werden muß, werden dagegen mehr große als kleine Federn eingetragen. So wurden in einem Zweitnest nur 288 Federn gezählt¹⁾: das sind 6,5mal weniger Federn. Das Gewicht der Federn betrug beim Erstnest 7,9 g, beim Zweitnest 4,7 g; das entspricht einem Verhältnis von 1 : 1,7 statt dem zu erwartenden 1 : 5,8. Das Federgewicht ändert sich also beim Zweitnest nur wenig. Die Schwanzmeisen bauen in Eile mit weniger, aber größeren Federn (Abb. 6).

Diese Art der Nestkonstruktion hat — unabhängig vom Bautyp — eine verlangsamte Abnahme der Innentemperatur auf Grund der Daunenauspolsterung zur Folge (Abb. 7–9). In den Brutpausen kann im Nest die Temperatur ohne wesentliche Wärmeverluste 15–30 Minuten aufrechterhalten werden (Tabelle 3). Ein nicht vom Vogel erwärmtes Nest kann sich durch Sonnenbestrahlung in 5 Minuten um 4 °C erwärmen (Beispiel: Um 15,30 Uhr betrug die Innentemperatur 17 °C, die Außentemperatur 13 °C, um 15,34 Uhr betrug die Innentemperatur 21 °C, die Außentemperatur ebenfalls 13 °C).

1) in einem anderen sogar nur 168 Federn.

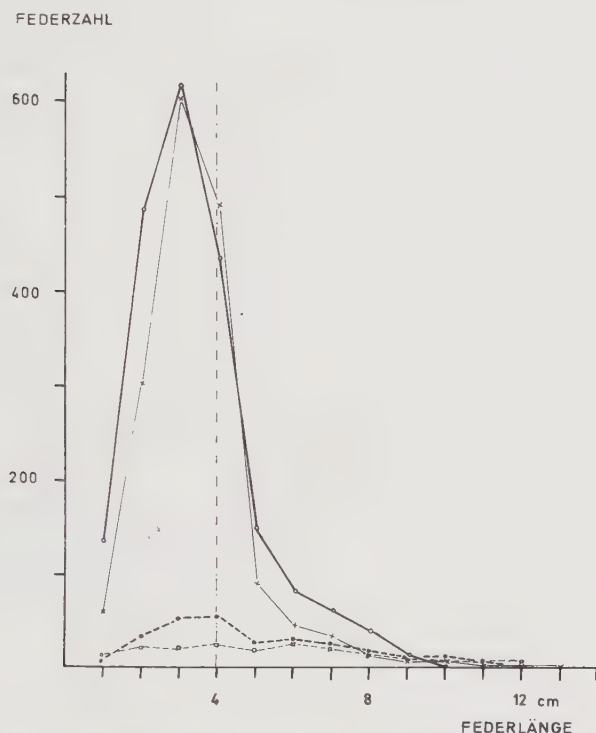


Abb. 6. Anteil der Federgrößenklassen an 2 Erst- und 2 Zweitnestern der Schwanzmeise. Kleine Federn < 4 cm; große Federn > 4 cm. ----- Zweitnester.

1.2.4. Die Mortalitätsverhältnisse nach dem Ausfliegen

a) Sterblichkeit der Jungvögel

Sofort nach dem Ausfliegen rücken die Schwanzmeisen eng zusammen. Dabei versuchen zunächst alle in die Mitte der Reihe zu gelangen, später — nach Ausbildung der Rangordnung — fliegen stets die stärksten in die Mitte der Reihe. Vollerbeobachtungen ergaben, daß die außen sitzenden zuerst starben. Tabelle 4 gibt die Sitzordnung (— Rangordnung) von drei Schwärmen, und die Nummern zeigen die Reihenfolge, in der sie starben.

(Vgl. dazu auch Teil II Sozialverhalten.)

Mindestwerte für die Überlebenschancen in natürlicher Umgebung gehen aus folgenden Daten hervor:

1. Am 2. 5. 1966 beringte ich im Hirschbrunnen, einem Laubmischwald bei Radolfzell, 11 Junge im Nest. Bis zum 6. 10. 1966 fing KAMMERTÖNS (mündl.) auf der Halbinsel Mettnau bei Radolfzell mehrmals 8 von ihnen aus einem 16 Exemplare

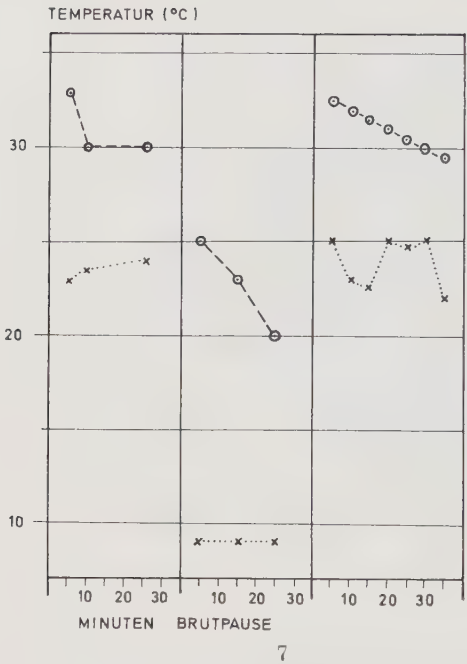


Abb. 7. Wärmeverlust bebrüteter Nester in Brutpausen. o---- Temperatur im Nest; X... Außen-
temperatur.

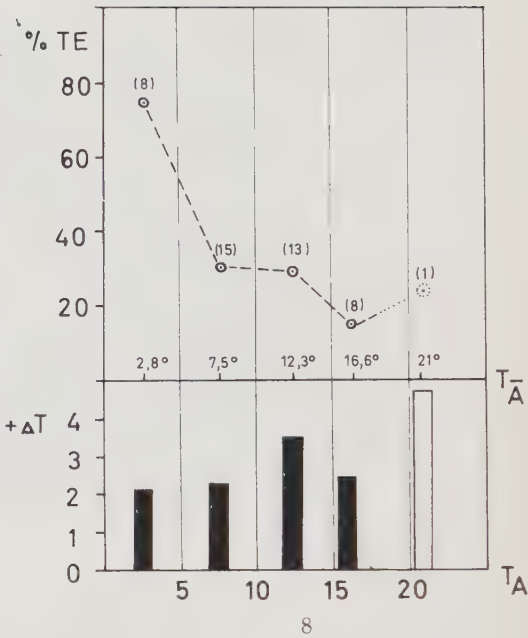


Abb. 8. Mittlere Temperaturerhöhung (ΔT) unbebrüteter Schwanzmeisennester bei der Außen-
temperatur T_A , verursacht durch Sonnenbestrahlung. Die prozentuale Temperaturerhöhung (TE)
bezogen auf 0 °C ist im Bereich niedriger Außentemperatur relativ groß. In Klammern ist die Zahl
der Einzelmessungen angegeben, aus denen das Mittel bestimmt wurde.

großen Schwarm; am 10. 11. (SCHUSTER, S., mündl.) und am 3. 12. 1966 (eigene Beob-
achtung) wurden sie dort erneut beobachtet. Daraus ergibt sich ein Höchstverlust
von 27 %, da nicht sicher ist, daß die fehlenden drei Individuen tatsächlich gestorben
waren.

Tabelle 4

Schwarm I (1965)		Schwarm II (1966/68)		Schwarm III (1968/69)	
1 Hellblau	♀	2 Rosa	♀	3 Rot	♀
2 Rosa	♀	5 Rotweiß	♂	4 Gelb	♀
5 Blaugelb	♂	4 Blaugelb	♀	5 Grünorange	♂
6 Rotweiß	♂	3 Unberingt	♂	6 Rotweiß	♂
4 Grünorange	♂	1 Rot	♀	2 Blau	♀
3 Blauorange	♀			1 Blaugelb	♂

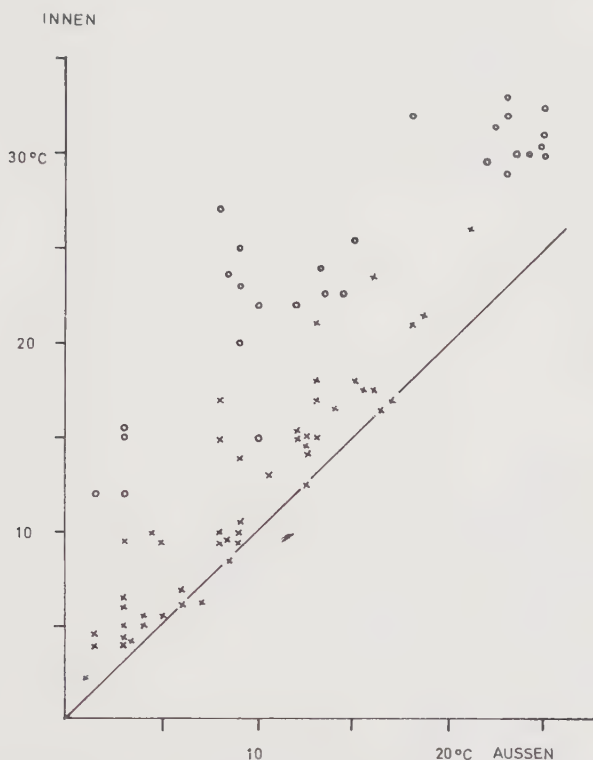


Abb. 9. Temperaturverhältnisse von unbebrüteten (x) und bebrüteten (o) Nestern der Schwanzmeise in Abhängigkeit der Außentemperatur. Im unbebrüteten Nest ist die Temperaturerhöhung durch Wärmeeinstrahlung von der Sonne verursacht.

2. Am 2. 5. 1966 beringte ich 9 Junge im Schloßpark der Vogelwarte Radolfzell. Am 24. 2. 1967 hielten sich 7 davon in einem geschlossenen Trupp wieder im Schloßpark auf. Der Gesamtverlust „Ausfliegen und Überwintern“ betrug in diesem Fall 23 %.

3. Am 2. 5. 1966 beringte ich 9 Junge, am 5. 5. 10 Junge im Schloßpark der Vogelwarte; sie flogen am 8. bzw. 10. 5. aus. Am 17. 5. zählte ich 22 Individuen (anstatt $9 + 10 + 4$ ad. = 23 Individuen); noch am 27. 7. stellte ich mindestens 21 Schwanzmeisen fest. Die Überlebensquote betrug also mehr als 90 %.

b) Sterblichkeit der Erwachsenen

1. Die Kontrolle des farbberingten Schwarmes bei Möggingen über längere Zeiträume zeigt folgendes Ergebnis: Der Erwachsenenschwarm bestand am 10. 11. 1966 aus 7 Individuen; am 20. 2. 1967 waren es noch 6. Der Vogel, der verschwunden war, war Rotweiß, ein krankes Weibchen. Es überlebten alle gesunden Altvögel.

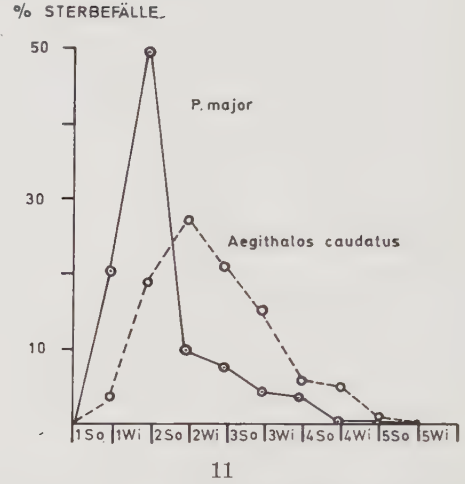
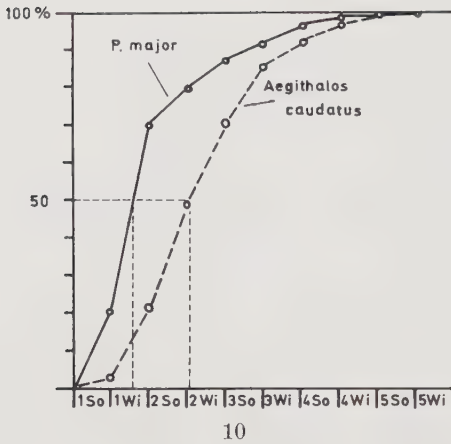


Abb. 10. Verlauf der Sterblichkeit von Kohl- und Schwanzmeise nach dem Ausfliegen (kummulativ). Für die Schwanzmeise wurden 386 Beringungsdaten ausgewertet und durch Rückrechnung auf den 1. Mai als Ausfliegedatum normiert. Das Alter wurde auf Grund von Totfunden und dem Datum der letzten Wiederfangkontrollen bestimmt und die Todesraten für halbjährige Abstände zwischen 1.4. und 1.10. ermittelt. Die tatsächliche Mortalität ist demzufolge möglicherweise noch etwas geringer, aber sicher nicht größer. Für die Kohlmeise dagegen sind die Werte aus 707 Totfunden nestjung beringter ermittelt. Sie geben also die tatsächliche Todesrate wieder, wobei Unsicherheiten im Zeitraum unmittelbar nach dem Ausfliegen bestehen, die mit dem Einfluß der Nestverluste von ca. 20% kompensiert sein dürften.

Abb. 11. Sterbefälle von Schwanzmeisen und Kohlmeisen nach dem Ausfliegen bezogen auf die Ausgangspopulation = 100%.

2. Statistisch gesicherte Sterblichkeitsraten erhielt ich bei der Auswertung der Wiederfunde beringte Vögel von den Vogelwarten Helgoland und Radolfzell (Abb. 10 und 11). Die Ergebnisse der Schwanzmeise kann man mit Untersuchungen an der Kohlmeise vergleichen, von der auf Grund ihrer Größe und der weitgehenden Umstellung auf Körnernahrung größere Winterhärte zu erwarten wäre. Zudem besiedeln beide Arten im Winter gleiche Biotope. Es zeigt sich jedoch, daß die Schwanzmeise eine höhere mediane Lebensdauer¹⁾ als die Kohlmeise hat. Bei Beginn des 2. Sommers (1. April) leben bei der Kohlmeise noch 30% der ausgeflogenen Jungen, bei der Schwanzmeise dagegen noch 77,3%. Der Wert für die Kohlmeise ist vermutlich zu hoch, da Ausfälle in den ersten Tagen nach der Beringung vom Beringer wohl nicht genügend genau gemeldet werden. Vor allem im Spätsommer sterben viele Kohlmeisen. Dies wurde bisher mit der Umstellung von Insekten auf Körnerfutter er-

1) Als mediane Lebensdauer bezeichnet man diejenige Lebensdauer, bei der genau 50% des Bestandes einer Altersklasse ausgefallen sind, SCHWERTFEGER 1968.

klärt, was aus nahrungsökologischen Gründen nicht stichhaltig sein dürfte, da die Verluste bereits vor Einsetzen der Nahrungsknappheit hoch sind. Außerdem liegt bei der Schwanzmeise eine ähnliche Umstellung auf Winternahrung vor, die jedoch — wie die Werte zeigen — keinerlei gravierenden Einfluß auf die Mortalität hat. Die Kohlmeise sollte außerdem als die euryökere Art die Umstellung leichter ertragen. Die Schwanzmeisen haben jedoch eine um ein Jahr längere mediane Lebenserwartung. Beim Erreichen der Geschlechtsreife leben noch 77,3% der ausgeflogenen Schwanzmeisen, jedoch nur 30% oder noch weniger der Kohlmeisen.

Die Befunde von WEINZIERL und HOLLENBACH (1964) über den Altersaufbau einer Kohl- und Blaumeisenpopulation bei Ingolstadt stimmen nicht nur mit den Werten von Radolfzell überein, sondern zeigen zudem, daß die Verhältnisse bei der Blaumeise (*Parus caeruleus*) sehr ähnlich liegen. Der Vergleich mit der — besser untersuchten — Kohlmeise erscheint daher durchaus berechtigt.

Nach dem ungünstigen Brutsommer 1961 ermittelten WEINZIERL und HOLLENBACH einen Rückgang von 73% Höhlenbesetzung 1961 auf 45% 1962. Das heißt, Jungenverluste und Adultsterblichkeit waren so groß, daß die Bestandsgröße nicht mehr aufrechterhalten werden konnte. Der „Jahrhundertwinter“ 1962/63 fügte diesem Bestandsrückgang weitere 6% Verluste hinzu, so daß trotz bester Ausfliegerfolge der Bestand 1963 nur 39% erreichte. Da ein Überangebot an künstlichen Höhlen vorhanden war (= 100%), konnte nur direkter Erfrierungstod für die ca. 60%ige Mortalität im Winter 1962/63 die Verlustursache sein.

3. Die Widerstandsfähigkeit gegen kalte Winter läßt sich am Beispiel des Jahrhundertwinters 1962/63 demonstrieren. Nach den Untersuchungen von REICHHOLF (unpubl.) im Auwald am unteren Inn sanken die Bestände von Weidenmeise (*Parus montanus*) und Zaunkönig (*Troglodytes troglodytes*) als Reaktion auf diesen Kältewinter um etwa 70%. Die Auswertung der Sichtbeobachtungen aus dem Jahr 1962 (172 Exkursionen) und 1963 (131 Exkursionen) zeigt Tabelle 5. Die Werte für die Schwanzmeise wurden nur für den Zeitraum vom 1. 7.—31. 12. verglichen, da 1962 ein Balzplatz regelmäßig mitkontrolliert wurde, 1963 dagegen nicht. Die Bestandssteigerung um 15% ist statistisch nicht sicherbar, da eine 7,5%ige Abweichung vom Mittelwert bei einer Schätzfehlergröße von 10% zulässig ist. Der Vergleich mit dem

Tabelle 5 Einfluß des extrem kalten Winters 1962/63 auf den Bestand von Schwanzmeise, Weidenmeise und Zaunkönig im Auwald am unteren Inn

Vergleichszeitraum	Schwanzmeise 1. 7.—31. 12.	Weidenmeise 1.1.—31. 12.	Zaunkönig 1. 1.—21. 12.	1. 7.—31. 12.
1962	ca. 412	87	181	83
1963	ca. 474	27	48	24
% Änderung	(+ 15%)	— 69%	— 73%	— 71%

Zaunkönig zeigt aber, daß die prozentuale Abnahme um 71 % für die Zeit vom 1. 7. bis 31. 12. sehr gut mit der allgemeinen Abnahme um 73 % übereinstimmt ($p = 0.7000$). Diese Abnahme liegt in der Größenordnung des Rückganges in England, der nach BAILEY (1967) 78 % betrug. Es ist daher zu erwarten, daß die Verhältnisse bei der Weidenmeise ganz ähnlich liegen. Die schwächere Schwanzmeise wurde also in diesem Gebiet von der viermonatigen Kälte nicht betroffen, während bei der nicht sozialen Weidenmeise ein 69%iger Verlust zu verzeichnen war. Zweifellos spielt bei diesen Kälteverlusten die Nahrungsversorgung ebenfalls eine Rolle. Aber da Nahrungsverknappung wiederum durch den Kältewinter verursacht war, ist die Kälte als der entscheidende Schlüsselfaktor zu werten.

In den extremen Kältegebieten der sibirischen Tundra und Taiga schlafen die Schwanzmeisen sogar in Schneehöhlen (SZIJJ mündl. nach sowjetischen Autoren).

c) Diskussion

Im Vergleich zur Kohlmeise liegt die Mortalität nach dem Ausfliegen im ersten Jahr bei der Schwanzmeise um 48 % niedriger. In diesem Wert ist die Jungensterblichkeit nach dem Verlassen des Nestes und die Mortalität des ersten Herbstes und Winters zusammengefaßt. Im Unterschied zur Kohlmeise hat die Schwanzmeise ein hochdifferenziertes Sozialverhalten, dessen wichtigster Bestandteil das Kontaktschlafen darstellt (siehe Teil II). Kontaktschlafen reduziert den Sauerstoffverbrauch (PEARSON 1947) und damit den Energieverbrauch. Es ist daher anzunehmen, daß die Schwanzmeise beim Kontaktschlafen unter ungünstigen Umweltbedingungen (Schlechtwetterperioden nach dem Ausfliegen, Winter) den Energieverbrauch wesentlich drosseln kann und damit die Überlebenschancen steigert.

Die relative Wirksamkeit von Nahrungsmangel und Kälte wird im nahrungsökologischen Abschnitt diskutiert.

2. Biotische Einnischung

2.1. Der Biotop

Die Schwanzmeisen bewohnen drei Waldtypen der Palaearktis: Taiga, Sylvaea und Skleraea. Sie leben darin in Laubmischwäldern, Sumpfniederungen mit Gebüsch, Parklandschaft, Gärten und Buschwäldern (Macchie) mit dichtem Unterholz. In der Taiga kommen sie hauptsächlich entlang der großen Flußsysteme und in Mischwäldern mit dichtem Unterwuchs vor (JOHANSEN 1944).

2.2. Die nahrungsökologische Nische

GIBB (1954) stellte sehr genaue Untersuchungen über die Nahrungsökologie der Meisen an, und zwar an Kohlmeise (*Parus major*), Blaumeise (*P. caeruleus*), Sumpf-

meise (*P. palustris*), Weidenmeise (*P. montanus*), Tannenmeise (*P. ater*), sowie an Schwanzmeise (*Aegithalos caudatus*), Waldbaumläufer (*Certhia familiaris*) und Wintergoldhähnchen (*Regulus regulus*). Es gelang ihm, die Arten nahrungsökologisch in ähnlicher Weise wie LACK (1947) es bei den Darwinfinken (*Geospizinae*) durchführte, zu charakterisieren. Diesem Konzept der Nischentrennung nahestehender Arten folgte eine Reihe anglo-amerikanischer Autoren (u. a. BETTS 1955, DIXON 1961, HARTLEY 1953, MACARTHUR 1958, SMITH 1967 und STURMAN 1968a, 1968b).

Die Auswertung des von GIBB veröffentlichten Materials für Kohl-, Blau- und Schwanzmeisen nach den Gesichtspunkten der Schwanzmeisennahrungsökologie läßt ein differenzierteres Bild entstehen und ermöglicht quantitative Aussagen über das Ausmaß der Nischentrennung, bzw. -überschneidung, bei diesen sympatrischen Arten aus der Gruppe der echten Meisen¹⁾.

Die Untersuchung wurde zwar in England durchgeführt, doch zeigten meine Untersuchungen aus süddeutschen Biotopen (Bodensee und unterer Inn), daß hier durchaus vergleichbare Verhältnisse vorliegen. Die Nische der Schwanzmeise wird am besten erkennbar, wenn man sie gegen die beiden nahrungsökologisch nächststehenden Arten abgrenzt. DARWIN (1859) nennt als Regel, daß die Konkurrenz zweier Arten um so stärker ist, je näher sie systematisch stehen. Deshalb ist zu erwarten, daß echte Meisen für die Schwanzmeisen eine größere Konkurrenz darstellen, als Goldhähnchen, Laubsänger oder Fliegenschnäpper. Der Schwanzmeise fehlt ein unmittelbarer Gattungskonkurrent im europäischen und sibirischen Verbreitungsgebiet. Sie lebt aber überall sympatrisch mit Kohl- und Blaumeisen, sowie lokal auch mit Sumpf-, Weiden-, Tannen- und Haubenmeisen (*P. cristatus*). Es ist anzunehmen, daß letztere weniger euryök sind als Kohl-, Blau- und Schwanzmeisen, da sie engere Biotopansprüche stellen. Tannen- und Haubenmeisen bevorzugen Nadelwälder, Weidenmeisen leben in Auwäldern und Sumpfmeisen in Auen, Laub- und Mischwäldern. Kohl-, Blau- und Schwanzmeisen können dagegen all diese Biotope bewohnen. Sie zeigen das weiteste Spektrum und die geringste Spezialisierung auf bestimmte Gebiete.

2.2.1. Wahl der Nahrungsbäume

Die Aufenthaltshäufigkeit zur Nahrungssuche an den verschiedenen Baumarten nach Monaten aufgeschlüsselt, ist aus dem Material von GIBB (1954) ersichtlich. Alle drei Arten (*P. major*, *P. caeruleus*, *A. caudatus*) bevorzugen die Eiche (*Quercus spec.*) zur Nahrungssuche. Auch wenn Eichen im Untersuchungsgebiet 17% aller Bäume ausmachten, so werden sie doch auch in anderen Gebieten mit verschiedener Bestandsdichte bevorzugt, z. B. Misch- und Auwäldern (eigene Beobachtung, vgl. auch BETTS 1955).

1) Die ermittelten Prozentwerte beinhalten in einigen Fällen einen Schwankungsbereich von ca. 5%. Dieser Betrag dürfte das Ergebnis nicht wesentlich beeinflussen.

Im Jahresdurchschnitt begegnen sich Schwanz- und Kohlmeise zu 47%, Schwanzmeise und Blaumeise zu 57% auf den gleichen Baumarten. Der Wert für Kohl- und Blaumeise beträgt sogar 62%. Das Ausmaß der „Überschneidung“ auf den verschiedenen Baumarten errechnet sich folgendermaßen: Für die Schwanzmeise wurden im August 43% aller beobachteten Nahrungsaufnahmen auf der Birke registriert. Für die Blaumeise beträgt der Wert 28%. Die Überschneidung beträgt somit maximal 28%. Der tatsächliche Wert dürfte etwas niedriger liegen, da trotz Bildung gemischter Schwärme die verschiedenen Arten nicht stets gemeinsam suchen. Die Jahresmittel zeigen, daß Schwanz- und Kohlmeisen am wenigsten auf den gleichen Baumarten nach Nahrung suchen, Blau- und Kohlmeise am häufigsten. Doch diese Mittelwerte geben kein richtiges Bild über das tatsächliche Ausmaß der Konkurrenz, denn im Sommer, wenn Nahrung im Überfluß vorhanden ist, überschneiden sich die Nischen stärker. Im Winter dagegen kann sich eine Nahrungskonkurrenz schärfer auswirken. Aus diesem Grunde wurde das Jahr in Brutzeit, Herbst und Winter aufgeteilt und die Monatsmittelwerte berechnet. Aus der Abb. 12 ist ersichtlich, daß tatsächlich die Überschneidungen bei der Wahl der Baumarten im Sommer am größten und im Winter am geringsten sind. Dennoch ist das Ausmaß der Überschneidung auf den einzelnen Baumarten hoch, da auf Grund der Bildung der gemischten Winterschwärme mehr Individuen auf engem Raum gemeinsam Nahrung suchen und somit die gleichen Bäume kontrollieren. Dies scheint dem Konzept der nahrungsökologischen Nische mit stärkerer Trennung bei Nahrungsknappheit

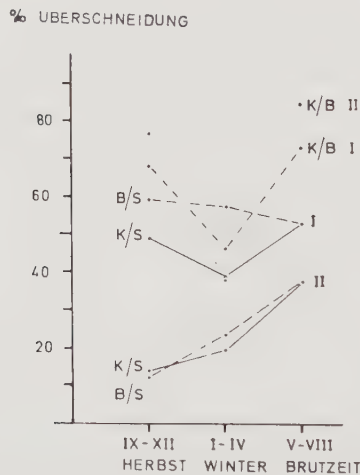


Abb. 12. Ausmaß der Nischenüberschneidung von Kohl- (K), Blau- (B) und Schwanzmeise (S). Mittel für Herbst, Winter und Brutzeit.

I Überschneidung bei Nahrungssuche auf der gleichen Baumart;

II Überschneidung bei Nahrungssuche an der gleichen Region eines Baumes.

zu widersprechen, aber die genaue Analyse der Wahl des Ortes der Nahrungssuche bestätigt trotzdem die Richtigkeit des Nischenkonzeptes (Prinzip von GAUSE-VOLTERRA).

2.2.2. Ort der Nahrungssuche

GIBB (1954) notierte neben den Bäumen, auf denen Meisen nach Nahrung suchen, auch die genauen Stellen am Baum, und er konnte jeder Art bestimmte Bereiche zuordnen. Schwanzmeisen bevorzugen die äußersten Zweigspitzen und Knospen, Blaumeisen die etwas dickeren lebenden und toten Äste und Kohlmeisen schließlich die dicksten Äste, Stämme und den Boden. Im Sommer suchen alle drei im Blätterdach nach der im Überfluß vorhandenen Nahrung. Ein Beispiel für die prinzipielle Gleichartigkeit der englischen Befunde und den Verhältnissen in Mitteleuropa zeigt ein Momentanbild der Verteilung verschiedener Meisenarten in einem Sekundärauwald am unteren Inn am 27. 10. 1968 (Abb. 13).

Naturngemäß sind die Nischen nicht räumlich exakt, sondern in statistischem Sinne abzutrennen. Daraus erklären sich temporäre Überschneidungen der ökologischen Nischen. Wie aus Abb. 14 hervorgeht, halten sich im Sommer, vor allem im Juli, Kohl- und Blaumeisen in praktisch derselben Nische auf (90% Überschneidung); die Nische der Schwanzmeise ist ebenfalls mit knapp 70% Überschneidung den beiden anderen sehr ähnlich. Im Herbst trennt sich die Schwanzmeise deutlich

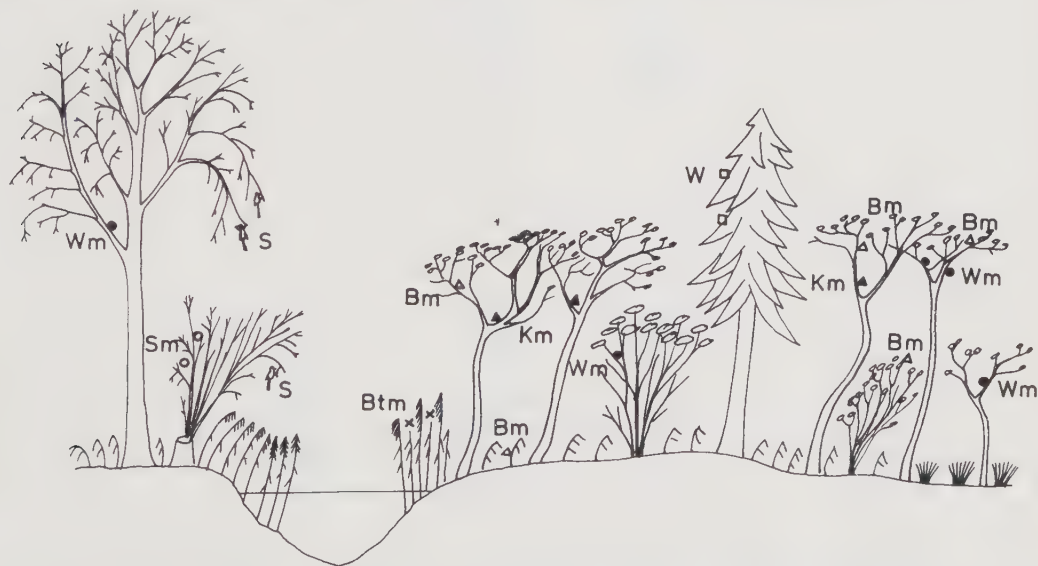


Abb. 13. Momentanbild der Verteilung von Meisen, Schwanzmeisen, Beutelmeisen und Goldhähnchen im Auwald bei Würding am unteren Inn, 27. 10. 1968, 14 Uhr. S — Schwanzmeise; Km — Kohlmeise; Bm — Blaumeise; Wm — Weidenmeise; Sm — Sumpfmeise; Btm — Beutelmeise; W — Wintergoldhähnchen.

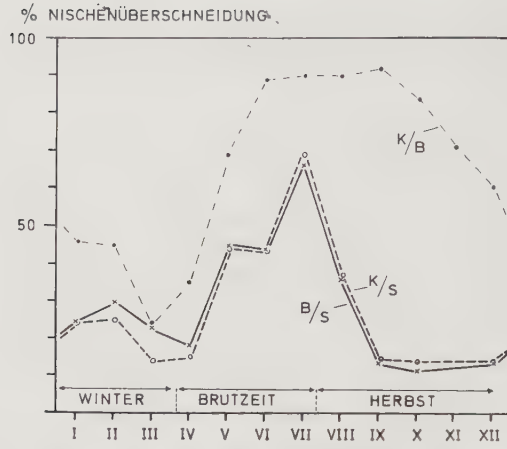


Abb. 14. Ausmaß der Nischenüberschneidung (Monatsmittel) bei Kohl- (K), Blau- (B) und Schwanzmeise (S) (nach Daten von GIBB 1954).

von Kohl- und Blaumeise. So beträgt im Oktober die Überschneidung zwischen Schwanz- und Kohlmeise 14%, zwischen Schwanz- und Blaumeise immer noch 84%. Da im Winter, wenn die äußersten Zweigspitzen und Knospen mit Reif, Eis und Schnee bedeckt sind, die Schwanzmeise wieder in die Nischen von Kohl- und Blaumeise eindringen muß und zudem die Einengung der Blau- und Kohlmeisennischen z. T. auf Kosten der Schwanzmeisennische geht, ist die Überschneidung wieder größer. Das Verhältnis Kohl- zu Schwanzmeise zeigt eine Steigung von 6 auf 20%, von Blau- zu Schwanzmeise um 11 auf 24%. Dagegen ist zwischen Kohl- und Blaumeise ein Abfall von 49 auf 38% festzustellen.

Einen Überblick über die jahreszeitliche Verteilung des Ortes der Nahrungssuche gibt Abb. 15 für die Schwanzmeise. Zum Vergleich dazu zeigt Abb. 16 die unterschiedliche Nischenwahl von Kohl-, Blau- und Schwanzmeise im Sommer und Winter.

Bei Nahrungsüberfluß im Sommer können sich die Nischen verschiedener Arten stärker überschneiden, ohne die Konkurrenz bedeutend zu verschärfen. Anders ausgedrückt: der Nahrungsüberfluß im Sommer vermag mehr Individuen, als eine Art hat, zu ernähren. Würde eine Standvogelart die Zahl der Individuen pro Areal (= Populationsdichte) nach dem Nahrungsangebot im Sommer einregulieren, so würde die Population im Winter bei Nahrungsknappheit geschädigt oder zusammenbrechen. Da Meisenpopulationen ein weitgehend stabiles Gleichgewichtsniveau zeigen (auf Grund der langen und komplexen Nahrungskette, HUTCHINSON 1959), wird die Durchdringung der einzelnen Nischen bei Nahrungsüberfluß möglich. Das deutet darauf hin, daß die Nahrung — wenn überhaupt — nur im Winter limitierend ist und dann zum dichteabhängigen Faktor wird.

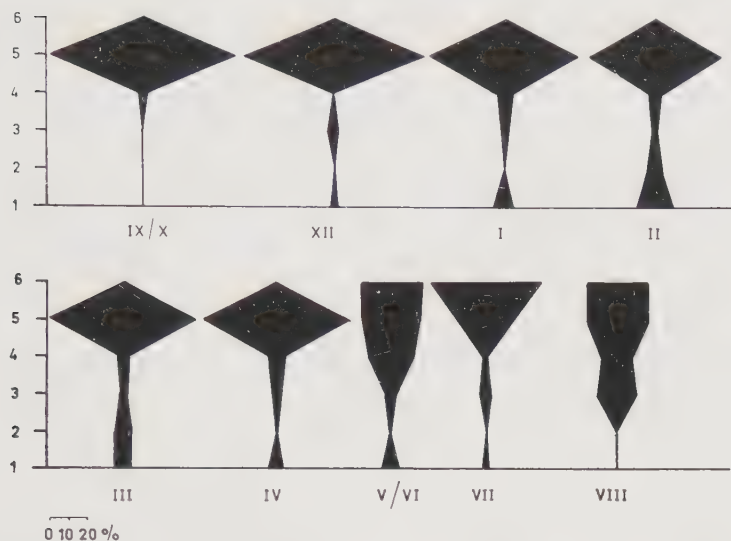


Abb. 15. Ort der Nahrungssuche am Baum bei der Schwanzmeise. Saisonelle Variation der nahrungsökologischen Nische. Angaben in Prozent Aufenthaltshäufigkeit bei Nahrungssuche bzw. -aufnahme. Die Summe der Prozentwerte für jede Stunde (1—6) ergibt pro Monat 100 % (nach Daten von GIBB 1954). 1—6 siehe Abb. 16.

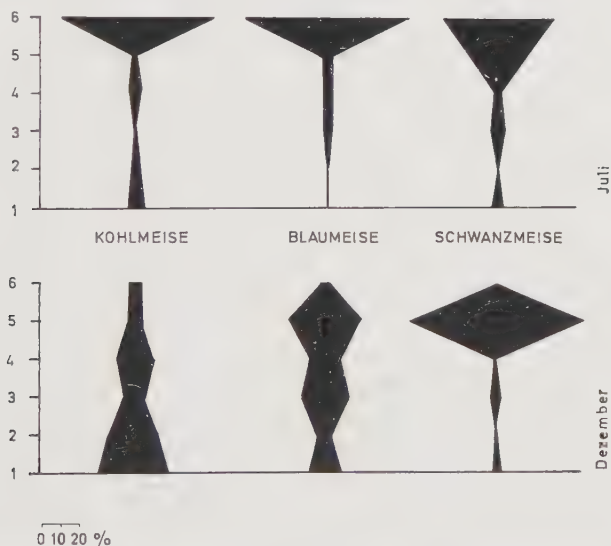


Abb. 16. Vergleich der Nischenbesetzung von Kohl-, Blau- und Schwanzmeise im Hochsommer und Winter. Die stärkere Niscentrennung in der nahrungsknappen Zeit wird sichtbar (nach Daten von GIBB 1954). 1 — sonstwo; 2 — Boden; 3 — tote Äste; 4 — lebende Äste und Stämme; 5 — lebende Zweigspitzen und Knospen; 6 — Blätter.

Die Art der Nahrungssuche, d. h. bei der Schwanzmeise „hängend nach Nahrung zu suchen“, ist angeboren. Das zeigen meine Beobachtungen an handaufgezogenen Schwanzmeisen, die sofort in der artspezifischen Weise im Geäst turnend und hängend feinste Nahrung — auch im Leerlauf — von den Blättern und Spitzen der Ästchen absuchen, auch wenn sie durch das künstliche Eifutter völlig gesättigt sind. Die gleiche Feststellung traf HARRISON (1969) für das Wintergoldhähnchen (*Regulus regulus*). Sowohl der ganze Ort der Nahrung als auch die Wahl der Art der Nahrung sind demzufolge angeboren (innate image of the fixed feeding „pattern“ HARRISON 1969).

Aber erst die Schärfe der Einnischung bestimmt das Ausmaß der Konkurrenz. Die Schwanzmeise besetzt bereits im Herbst (Abb. 15) ihre spezifische Nische. Die Konkurrenz scheint somit bereits im Herbst schärfer einzusetzen als zwischen der Kohl- und Blaumeise, die sich erst im Winter stärker voneinander trennen.

2.2.3. Art der Nahrung

Dem Ort der Nahrungssuche entsprechend frißt die Schwanzmeise nur kleine Insekten wie Mücken, Kleinschmetterlinge, kleine Käfer und Blattläuse (vgl. GERBER 1943), sowie deren Eier und Jugendstadien und vor allem Spinnen im Blattwerk. Im Frühjahr lecken sie den Saft von Bäumen (RAPPE 1959, TURCEK 1961 und eigene Beob.). Sie fressen auch kleine Knospen, Flechten, Algen und kleine Früchte wie Schlehen (*Prunus spinosa*) und Pfaffenhütchen (*Eronymus europaeus*). Zudem nehmen sie „Luftplankton“, das an klebrigen Knospen hängen bleibt. Samenfressen wurde nicht beobachtet.

Quantitative Untersuchungen über die Nahrungszusammensetzung liegen nicht vor. Jedoch erscheint nach den vorliegenden Beobachtungsergebnissen keine Spezialisierung auf eine bestimmte Insektenart vorzuliegen. Die Schwanzmeise ist als euryöker Insektenfresser zu bezeichnen.

Handaufgezogene Schwanzmeisen nehmen Insekten bis zur Größe von *Calliphora* und kleinen Eulen (*Monima*, *Rhyacia*, *Agrotis*). Die Farbe spielt bei der Nahrungswahl eine wichtige Rolle. Grüne Raupen sind sehr beliebt, während schwarze Blattläuse und andere schwarze Insekten, z. B. Chironomiden, im Wahlversuch nicht genommen werden. Die nahrungsökologische Situation während der Fortpflanzungszeit ist gekennzeichnet durch sehr großes Angebot (2.2.2.) im Vergleich zum Verbrauch bei der geringen Populationsdichte der Art, die somit nicht durch das Nahrungsangebot zur Brutzeit begrenzt wird. Die Art ist selten in bezug auf das Requiritenangebot. In der nahrungsknappen Zeit kann das Angebot dagegen möglicherweise dichtebegrenzend werden. Der Schwarm hält im Vergleich zu den echten Meisen ein sehr großes und begrenztes Revier. Vier Winterschwärme hatten 1968/69 Reviere von 45,5—50—55,5 und 60 Hektar Größe. Die Reviere von 45,5 und 55,5 Hektar befanden sich im Laubmischwald und waren gleichzeitig von 50 bzw. 55 Blaumeisen

besiedelt. Die Schwarmgrößen der Schwanzmeisen betrug 8 und 10 Individuen. Das bedeutet, daß auf ungefähr 6 Blaumeisen eine Schwanzmeise kam. (Die spezialisiere Art ist seltener!)

2.2.4. Die relative Nahrungsknappheit

Die Verwertbarkeit einer vorgegebenen Menge Nahrung hängt einerseits von der Erreichbarkeit und andererseits von der Effektivität ab. Unter der effektiven Nahrung („effective food“) versteht ANDREWARTHA (1961) den Anteil an der in der nahrungsökologischen Nische vorhandenen Gesamtmenge, der von der betreffenden Art tatsächlich genützt werden kann. Die Größe dieses Anteils kann im Jahreszyklus variieren. Die wichtigste Veränderung vollzieht sich bei der Abnahme der Zahl großer Insekten und -larven im Winter. In dieser Zeit besteht die Hauptmasse der von den Meisen verwertbaren Insektennahrung aus Diapausestadien (Eier, Larven oder Puppen), sowie kleinen Spinnen und dergleichen, die in den oberflächennahen Ritzen und Spalten der Äste und Zweige zu finden sind. Insekten in der Größe einer Blattwespenraupe finden sich nur noch bei bohrenden und unter Rinde minierenden Insekten. Dieses Nahrungsangebot wird von Spechten und Spechtartigen genutzt.

Die Zeit, die für die Nahrungssuche aufgewendet werden muß, hängt ebenfalls von der Effektivität der Nahrung ab. Das geht hervor aus einem Vergleich der Zeitdauer, welche die Nahrungsaufnahme verschiedener Beuteobjekte bei der Schwanzmeise benötigt. Raupen von 2 cm Länge und 4 mm Dicke, die ich an Schwanzmeisen verfütterte, wurden in 20 Sekunden gefressen. In derselben Zeit fraß die gleiche Schwanzmeise 38 Spinneneier von 1 mm Durchmesser. Das Volumen einer Raupe betrug 251,2 mm³, das der 38 Spinneneier 19 mm³. Die Raupe war also 13,2mal „ausgiebiger“ als 38 Spinneneier. Berücksichtigt man, daß die Raupe mehr Ballastmaterial enthält als die Eier, so ist ihre Effektivität trotzdem noch rund 10mal größer.

Stellt man fest, wieviel Zeit eine Meise am Tag für die Nahrungssuche zu verschiedenen Jahreszeiten aufwenden muß, so wird die Effektivität der Nahrung deutlich. GIBB (1954) fand, daß die Kohlmeise weniger Zeit zur Nahrungssuche benötigt als die Blaumeise und diese wiederum weniger als die Tannenmeise. Es ergibt sich eine negative Korrelation zwischen Körpergewicht und Dauer der Nahrungssuche. Da jedoch der Wert der Schwanzmeise fast so groß ist wie der für die 2—3 g schwerere Blaumeise und nicht der ungefähr gewichtsgleichen Tannenmeise entspricht, scheint dieses Ergebnis dem Gibb'schen Befund zu widersprechen. Wie Abb. 17 zeigt, unterscheidet sich aber der Verlauf der Kurve für den Anteil der Nahrungssuche an der Tagesaktivität bei der Schwanzmeise von denen von Kohl- und Blaumeise. Die Werte liegen im Herbst und Winter konstant hoch (mehr als 90%), fallen aber im Sommer stark ab (auf 50—55%). Die Zeit, die die Schwanzmeisen im Sommer für die Nahrungssuche aufwenden, ist um 17,5% im Vergleich zur Kohlmeise und um

23,5% im Vergleich zur Blaumeise geringer, während sie im Herbst und Winter um 21,6% bzw. 12,5% mehr suchen muß. Vergleicht man jedoch die Werte von Kohl-, Blau-, Tannen- und Schwanzmeise nur für Herbst und Winter, so entspricht die Schwanzmeise ebenfalls der umgekehrten Beziehung von Körpergewicht und Dauer der Nahrungsaktivität.

Die niederen Werte für den Sommer liegen bei der Schwanzmeise in den Monaten des Nahrungsüberflusses. Zudem ernähren sich die Schwanzmeisen im Sommer von relativ großen Raupen, wie sie im Blätterdach der Laubbäume zu finden sind (z. B. Eichenwickler, *Tortrix viridana*). Im Herbst, wenn die Schwanzmeise ihre spezifische Nische an den äußersten Zweigspitzen aufsucht, muß sie sich gleichzeitig auf kleinere Nahrung umstellen (Abb. 18). Dies kann sie nur durch intensivere Nahrungssuche ausgleichen. Die durchschnittliche Zeit, die sie für die tägliche Nahrungssuche aufwendet, ist im Herbst um 38,2% größer als im Sommer, während bei der Kohlmeise in der gleichen Zeit nur ein Anstieg von 2,2% und bei der Blaumeise um 3,5% zu verzeichnen ist. Die durch die abnehmende Tageslänge verursachte Verkürzung der Zeitspanne, in der Nahrung gesucht werden kann, dürfte daher nicht allein Ursache für die gesteigerte Nahrungsaktivität sein. Kohl- und Blaumeise ernähren sich im Gegensatz zu der Schwanzmeise im Winter z. T. von Samen. Die Effektivität der Nahrung bleibt damit für die Arten weitgehend gleich.

Verteilung und Häufigkeit der Samen ist von Winter zu Winter verschieden. So gibt es einmal eine reiche Haselnuß-, im anderen Jahr eine reiche Eichel- oder Bucheckernernte. Entsprechend diesen stets ändernden Bedingungen sind die

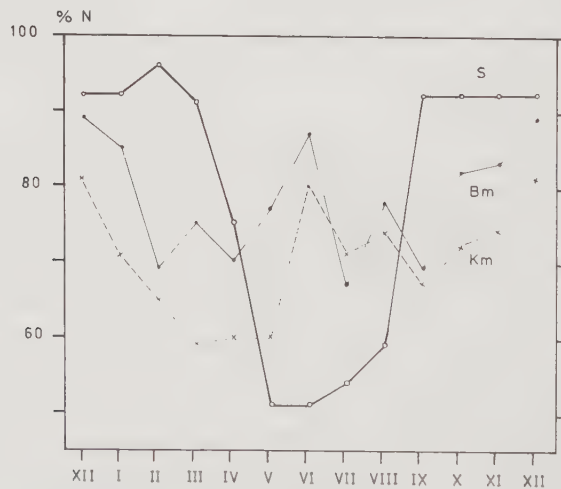


Abb. 17. Anteil der Nahrungssuche an der Tagesaktivität von Kohl- (Km), Blau- (Bm) und Schwanzmeise (S) (nach GIBB 1954 verändert).

Winterreviere der Meisen plastischer. Im Gegensatz dazu ist die Insektennahrung der Schwanzmeise vermutlich weitgehend zufällig verteilt. Die Errichtung von festen Winterrevieren ist daher vorteilhafter, da sie zu große Ballungen verhindert und den nötigen Mindestbetrag an Nahrung sicherstellt.

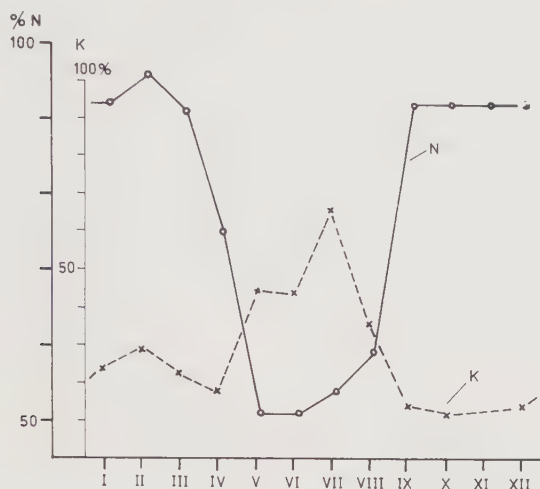


Abb. 18. Vergleich des jahreszeitlichen Verlaufes der Nischenüberschneidung mit der Kohlmeise (K) und des Anteils der Nahrungssuche an der Tagesaktivität bei der Schwanzmeise (nach Daten von GIBB 1954). In der Periode größter Überschneidung ist der Anteil der Nahrungssuche von der Schwanzmeise im Minimum.

o—— % Nahrungssuche am Tag (% N)

x----- Nischenüberschneidung von Schwanz- und Kohlmeise (% K).

2.2.5. Morphologische und Verhaltensanpassungen an die artspezifische Nische im Biotop

Die Besetzung einer Nische kann auf zwei verschiedenen Wegen erfolgen. Bei direkter Konkurrenz „kämpfen“ zwei Arten um die Nische. Da die Schwanzmeise die schwächste ist, unterliegt sie im direkten Kampf mit Meisen. Sie kann ihre Nische, die zu 80% aus den äußersten Zweigspitzen und dem daran anschließenden Luftraum besteht, auf Grund besserer Anpassungen nutzen. Das Hängen an den äußersten Zweigspitzen wird durch geringes Körpergewicht, lange Beine und langen Schwanz erleichtert. Dementsprechend hat die Schwanzmeise im Vergleich zur Kohl- und Blaumeise die extremsten Werte (Abb. 19). Die Schwanzmeise besitzt die relativ längsten Beine. Umgerechnet auf Zentimeter pro Gramm Körpergewicht erhält man folgende Werte: Kohlmeise 1 : 1,2, Blaumeise 1 : 1,5 und Schwanzmeise 1 : 2,1. Die Beinlänge steht in Beziehung zur Flügel- und Schwanzlänge. Ihre dynamische Funktion ist durch die Hebelwirkung beim Turnen gegeben. Der relativ lange Lauf mit

hochliegendem Intertarsalgelenk unterstützt diese Funktion und ermöglicht beispielsweise ein „hängend aus der Faust fressen“ (Abb. 20). Der Schwanz von mehr als doppelter Blaumeisenlänge ist das charakteristischste morphologische Merkmal der Schwanzmeise. Die Konstanz der Länge (88—104 mm: HEINROTH 1926) ist ein Hinweis für die wichtige Funktion beim Turnen und Hängen im Gezweig. Das Turnen bzw. Hängen bei der Nahrungssuche an den äußersten Zweigspitzen macht den

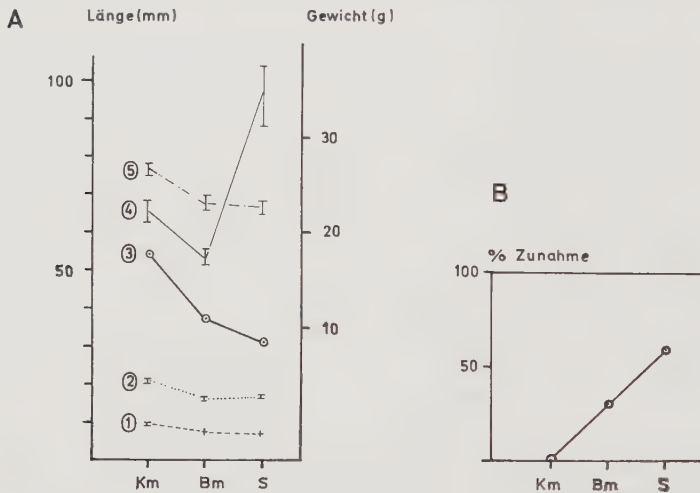


Abb. 19. A: Vergleiche der Körperproportionen von Kohl- (Km), Blau- (Bm) und Schwanzmeise (S) nach Angaben von HEINROTH (1926). 1 — Schnabellänge; 2 — Beinlänge; 3 — Körpergewicht (g); 4 — Schwanzlänge; 5 — Flügellänge.

B: Relative prozentuale Zunahme der Schnabellänge pro Gramm Körpergewicht (bezogen auf Kohlmeise = 0%).



Abb. 20. Schwanzmeise frißt „hängend aus der Faust“. Zeichnung: P. ALBRECHT.

Schwanz zu einem wichtigen Balancierinstrument bei gleichzeitiger Schwerpunktsverlagerung in Richtung Ansatz der Beine (Abb. 21).

Die Flügellänge nimmt bezogen auf das Körpergewicht von Kohl- über Blau- zur Schwanzmeise zu und damit die Flächenbelastung ab. Bei der Schwanzmeise wird das Turnen häufig durch die Flügel unterstützt. Auszählungen im Freiland an Blau- und Schwanzmeisen zeigten, daß die Schwanzmeise viel mehr hängt als die Blaumeise. In 20 Minuten notierte ich bei der Blaumeise 47mal „Hängen“, bei der Schwanzmeise 182mal. Dabei nimmt das unbeholfenere Hängen an den äußersten Zweigspitzen bei der Blaumeise nicht mehr Zeit in Anspruch. Die Blaumeise wechselte nach jedem „Hängen“ zum Stehen auf dem Ast.

Die Funktion des Schwanzes beim „Turnen“ demonstriert mein Versuch mit einer zahmen Schwanzmeise, deren Schwanz auf Blaumeisenschwanzlänge abgeschnitten wurde (Abb. 22). Der Versuch zeigte, daß der lange Schwanz das Hängen



Abb. 21. Typische Bewegungsweisen der Schwanzmeise im Geäst. Zeichnung: P. ALBRECHT. „Turnen“ und Herbeiholen von dünnen Ästchen.

erleichtert, da nach dem Abschneiden alle Bewegungsweise, bei denen der Schwanz besonders eingesetzt wird, wie horizontales und schräges Drehen um ein Ästchen, „Turnen“ und Hängen, nicht mehr gebracht wurden. Nach der Mauser, nachdem der Schwanz auf normale Länge ausgewachsen war, brachte die Schwanzmeise diese Bewegungsweise wieder in der früheren Häufigkeit. So ergab beispielsweise am 29. 9. 1969 die Auszählung von 116 „Nahrungsaufnahmen“ im Gezweig 53% „Hängen“ und 47% „Stehend“.

Die morphologischen Anpassungen ermöglichen eine direkte Nahrungsaufnahme an Ort und Stelle. Größere Insekten, die nicht direkt verschluckt werden können, werden durch die Verhaltensanpassung „hängend aus der Faust fressen“ unmittelbar an der Fundstelle zerzupft, ohne daß die Schwanzmeise dazu, wie die echten Meisen, ein stärkeres Ästchen aufsuchen muß (vgl. dazu BAARS 1952, ROKITANSKY 1952, WOLTERS 1952). Das für die echten Meisen so charakteristische „unter die Zehen klemmen der Nahrung“ fehlt der Schwanzmeise völlig.

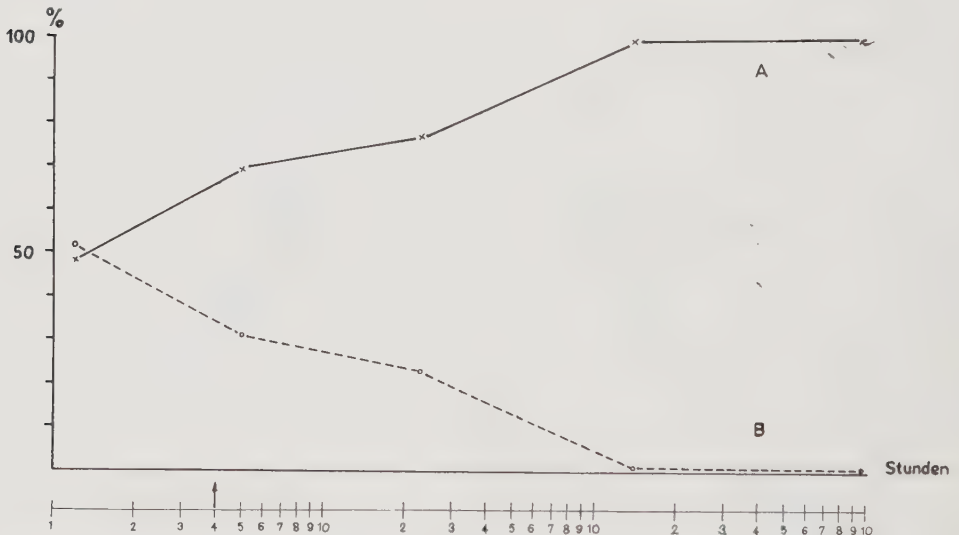


Abb. 22. Funktion des langen Schwanzes von *Aegithalos caudatus*. Abnahme der Häufigkeit von Bewegungen mit speziellem Schwanzeinsatz (B) wie „Hängen“ und „Turnen“ nach Abschneiden auf Blaumeisenschwanzlänge. Zunahme der Bewegungen ohne speziellen Schwanzeinsatz (A). Beginn des Versuchs: 16. 12. 1968.

2.2.6. Diskussion

Meisen und Schwanzmeisen teilen sich nach diesen Befunden ihre Nahrungsbäume in deutlich erkennbare nahrungsspezifische Nischen auf. Wesentliche morphologische Strukturen wie Ausbildung des Schnabels, des Schwanzes usw., sind mit der Art des Nahrungserwerbes in der betreffenden Nische funktionell verknüpft. Die

artspezifische Wahl des genauen Ortes der Nahrungssuche kann nun zunächst keinen Aufschluß über die tatsächliche Art der Nahrung geben. Die klare Trennbarkeit in die verschiedenen Nischen weist jedoch darauf hin, daß kein grundsätzlicher Unterschied in der Nahrungswahl besteht, da sonst die räumlich gleiche Nische von verschiedenen Arten eingenommen werden könnte. Es erscheint daher berechtigt, zumindest eine teilweise Nahrungskonkurrenz in der Zeit der schärfsten Nischentrennung anzunehmen. Das bedeutet, daß in der Zeit des Nahrungsüberflusses, im Sommer, die Nischen sich ohne wesentliche Verschärfung der Konkurrenz überschneiden dürfen, was aus Abbildung 18 hervorgeht. Im Gegensatz dazu überschneiden sich Nischen im Winter vor allem zwischen Schwanzmeisen und echten Meisen nur wenig. Daraus folgt, daß besonders zu dieser Zeit eine Nahrungskonkurrenz wahrscheinlich ist. Die Schwanzmeise zeigt nun in dieser Periode von — wahrscheinlicher — Konkurrenzverschärfung keinerlei Steigerung der Mortalität (Abb. 11). Im Gegensatz dazu ist die Verlustquote bei der Kohlmeise im Winter hoch. Die Art der Nahrung kann für die unterschiedliche Mortalität sicher nicht allein die entscheidende Rolle spielen, da die doppelt so schwere, robustere Kohlmeise ein weiteres Nahrungsspektrum zeigt (Samen) als die Schwanzmeise und daher als euryöker zu bezeichnen ist. Die Effektivität der Kohlmeisennahrung, vor allem der Samennahrung, ist zudem größer als die Insektennahrung der Schwanzmeise. Dies zeigt auch der Vergleich der Anteile der Nahrungssuche bei der Tagesaktivität, die die beiden Arten aufwenden müssen (Abb. 17). Der Wert für die Schwanzmeise beträgt 96 %, für die Kohlmeise 65 % im Februar (nach GIBB 1954). Es ist daher anzunehmen, daß das Sozialverhalten, insbesondere das Kontaktschlafen, bei der Schwanzmeise die entscheidende Größe für die Energieeinsparung darstellt. Die Kohlmeise übernachtet im Winter zwar in geschützten Höhlen, sie erreicht aber mit diesem Verhalten offenbar doch nicht genügend Kälteschutz. Zweifellos gilt dies auch für die Zeit unmittelbar nach dem Ausfliegen, wo viele Kohlmeisen in Schlechtwetterperioden sterben, die Schwanzmeise aber ebenfalls kaum Verluste zeigt. Da dies zeitlich allgemein in den Bereich des Nahrungsüberflusses mit kaum vorhandener Nischentrennung fällt, scheinen auch hier nahrungsökologische Gründe nur eine sekundäre Rolle zu spielen.

2.3. Feinde

Die Art wird im Gefüge ihrer Umwelt neben konkurrierenden Arten, Nahrung und abiotischen Faktoren auch von den Feinden beeinflusst. Diese lassen sich in zwei Gruppen einteilen:

1. Die Freißeinde (wie Sperber und Eulen, die Altvögel und flügge Jungen erbeuten) und
2. die Nesträuber, die Nester zerstören, Gelege und Junge erbeuten.

Die unmittelbare Todesursache ist bei den meisten Vögeln schwer festzustellen und Zufallsbeobachtungen vorbehalten. Da Schwanzmeisen nur selten in Gewöllen von Greifvögeln und Eulen gefunden werden (UTTENDÖRFER 1952), ist anzunehmen, daß die Wirkung der Freßfeinde keinen limitierenden Einfluß auf den Bestand der Population hat (siehe auch FELIX 1958).

Gute Ergebnisse liegen jedoch über die Nesträuber vor. Für die Meisen betragen die Nestverluste in Naturhöhlen nur ca. 20 %. LÖHRL (1966) stellte beim Kleiber in Kunsthöhlen einen Verlust von 21 % fest, und ODUM (1941/42) fand bei der amerikanischen Weidenmeise (*P. atricapillus*) 40 % Verlust der Gelege und 30 % Verlust der Eier bei Berücksichtigung der Nachgelege. Damit ist die Frage nach den populationsbegrenzenden Faktoren, die die übrigen 70—80 % Gesamtmortalität verursachen, noch offen. Bei den Schwanzmeisen meiner Untersuchungsgebiete betrugen die Nestverluste 76 %. D. & E. LACK (1958) fanden in England sogar einen Nestverlust von 84 %. Dieser stellt somit den primär populationsbegrenzenden Faktor dar.

Die nachfolgende Tabelle 6 gibt Aufschluß über die Nestverluste meiner Untersuchungspopulation bei Radolfzell (Daten von 1965/66/67):

Tabelle 6

Eichhörnchen, Eichelhäher u. a.	30
Mäuse	4
Kälte und Regen	7
♀ verunglückt	1
nur ein Junges im Nest	1
unbekannte Ursachen	19
Summe	62

Insgesamt habe ich 81 gefundene Nester ausgewertet. Von den 76 % Nestverlusten gehen 42 % auf das Konto von Nesträubern und 11 % auf das Konto „natürliche Ausfälle“. Wenn man die restlichen 23 % (das sind die „unbekannte Ursachen“) halbiert und zu den Räubern bzw. den „natürlichen Ausfällen“ dazuzählt, erhält man Werte, die denen anderer Meisen entsprechen:

Räuber	53 %
natürliche Ausfälle	23 %

Die „natürlichen Ausfälle“ betragen dann wie bei den echten Meisen rund 20 %. Der hohe Nestausfall durch Räuber — jedes zweite Nest wird zerstört — ist bedingt durch den Neststandort und die Tatsache, daß die Schwanzmeise, im Gegensatz zu den höhlenbrütenden echten Meisen, ein Freibrüter ist. Das Schwanzmeisenest ist für den Eichelhäher, der Baum für Baum systematisch nach Nestern absucht, und

für das Eichhörnchen, das bei der Nahrungssuche auf Nester stößt, relativ leicht zu entdecken.

In England (D. & E. LACK 1958) werden die Nester ebenfalls von Eichelhähern, Elstern, Eichhörnchen und Mäusen zerstört. LACK hält den Eichelhäher für den größten Feind der Schwanzmeise. Während in Süddeutschland alle Niststandorte ungefähr gleich hohe Verluste aufweisen (Tabelle 2), konnte LACK in England einen bedeutend besseren Ausfliegeerfolg von Nestern in dornigen Hecken im Gegensatz zu denen in dornlosen Hecken und Bäumen feststellen (Verlust in dornigen Hecken betrug 74%, außerhalb 100%). LACK erklärt den Unterschied damit, daß Eichelhäher dorniges Gestrüpp meist meiden, während er die sehr hohen Verluste mit der starken Durchforstung und Abholzung des Waldes korreliert sehen will. Die englische Population kann nur auf Grund des Ausfliegeerfolges der Heckenester aufrechterhalten werden (vgl. 2.4.). Es findet hier offenbar laufend eine Selektion zugunsten der Heckenester statt. Diese eindeutige Bevorzugung eines ganz bestimmten Niststandortes steht im Gegensatz zu den Verhaltensweisen auf dem Festland und dürfte als spezifisches Merkmal der englischen Populationen gelten.

2.3.1. Populationsdichte und Nesträuber

Ab einer bestimmten Nestdichte könnte der Eichelhäher, der Hauptfeind der Schwanzmeise, systematisch Nester suchen. Der Effekt würde verstärkt, wenn die Nester nur an ganz bestimmten Stellen erbaut würden. Die Schwanzmeise kann durch annähernd zufällige Nistplatzwahl und regelmäßige Verteilung der Reviere das Problem „meistern“. Das Grundmuster der Schwanzmeisennistplätze läßt sich demzufolge durch zwei Komponenten beschreiben:

1. Regelmäßige Verteilung innerhalb der Gesamtpopulation, bedingt durch das Revierverhalten, und

2. Zufällige Verteilung innerhalb des zur Verfügung stehenden Revierraumes.

Bei zu starker Konzentration der Nester in Form von Kolonien könnte der Feind bei gleicher Nestanzahl mehr zerstören, als bei dem tatsächlich vorhandenen Verteilungsmuster. Das gleiche gilt für gesteigerte Populationsdichte.

Häufigkeit und Verteilung der Schwanzmeise sind daher primär bestimmt durch die Feinddichte und erst sekundär durch das Requisitenangebot. Die Schwanzmeise entspricht somit dem von ANDREWARTHA & BIRCH (1954) aufgestellten Typ einer vom Räuber kontrollierten Populationsdichte (Abb. 23). Den prozentualen Verlustanteil durch Nesträuber im Vergleich zur Kohlmeise zeigt Abb. 24.

Daraus folgt, daß nahrungsökologische Konkurrenz in den untersuchten Populationen nicht primär entscheidend sein kann, da auf die Nachkommenproduktion der als Konkurrenten in Frage kommenden echten Meisen ebenso starke Ausfallquoten drücken (Kohlmeise 50% im 1. Winter). Dadurch kann auch deren Popu-

lationswachstum nicht mit den Modellen dichteabhängiger Regulation bezüglich der zur Verfügung stehenden Nahrung erklärt werden. Die Arten sind zu selten, da wie in 2.2.2. und 2.2.4. dargestellt wurde, ihre Dichte bezüglich des ausnützbaeren Lebensraumes zu gering ist, um in scharfe intraspezifische nahrungsökologische Konkurrenz zu kommen. In der untersuchten Schwanzmeisenpopulation am Bodensee ist der Nestverlust so groß, daß Winterverluste durch intraspezifische Konkurrenz und interspezifische Konkurrenz mit den Meisen vernachlässigbar sein dürften.

2.3.2. Anpassungen an die hohen Verluste durch Nesträuber

Der Eichelhäher kann auf zwei verschiedenen Wegen ein Schwanzmeisennest entdecken. Im Frühjahr kann man regelmäßige Eichelhäher beim systematischen Absuchen der Bäume beobachten (LÖHRL mündl. und eigene Beob.). Als „Gegenmaßnahme“ könnte man die Anpassung des Schwanzmeisennestes an den Untergrund bezeichnen. So zeigen die freistehenden — und damit sichtbareren — „Rindenmimikry“, d. h., das Nest wirkt wie ein mit Flechten bewachsener, kurzer Ast oder wie eine ausgefüllte Astgabel. Eine weitere Anpassung ist das Verschließen des Nesteinganges mit einer großen Feder. Ein völlig geschlossenes Nest ist unauffälliger.

Die andere Methode des Eichelhähers, Singvogelnester zu suchen, besteht darin, daß er die bauenden oder fütternden Vögel beobachtet. So schrieb LÖHRL (1950): „Ebenso wie der Kuckuck geht auch der Eichelhäher (*Garrulus glandarius*) bei der

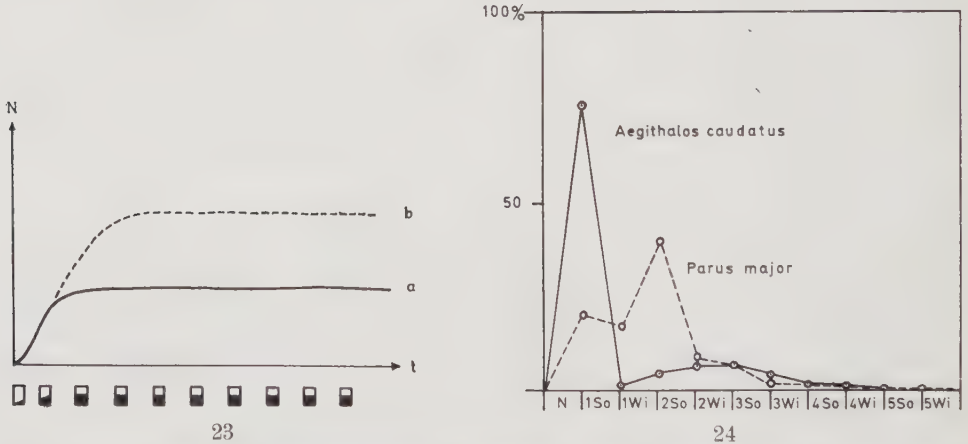


Abb. 23. Modell der feinddichteabhängigen Population (nach ANDREWARTHA & BIRCH 1954). Population: Schwanzmeise; Feind: Eichelhäher (und andere Nesträuber); N — Zahl der Individuen der Population; t — Zeitachse; a — tatsächliche Populationsgröße; b — mögliche Populationsgröße bei Wegfall des Feindfaktors; ■ — Nutzungsgrad der lebensnotwendigen Requisiten.

Abb. 24. Vergleich des Verlaufs der Mortalität von Schwanz- und Kohlmeise mit Einschluß der Nestverluste (N) (bezogen auf eine Ausgangspopulation = 100%).

Suche von Buchfinkennestern vor. Auch der Buchfink zeigt sehr genau durch sein Geschrei an, ob er ein belegtes Nest besitzt und ob man sich diesem nähert oder von ihm entfernt.“

Die Schwanzmeise zeigt drei verschiedene Anpassungen, das Nest vor einem beobachtenden Feind zu verbergen:

1. Ein fertiggestelltes Nest wird möglichst wenig angefliegen und praktisch nur zur Übernachtung und Eiablage aufgesucht;

2. Das Anfliegen und Verlassen des Nestes ist völlig lautlos und

3. zeigt die Schwanzmeise während der Fütterzeit, also wenn sie gezwungen ist, das Nest häufig anzufliegen, vor dem Nest einen charakteristischen Rüttelflug, der auch von NAKAMURA (1962) beobachtet, jedoch nicht gedeutet wurde.

Während das Weibchen brütet und vom Männchen am Nest gefüttert wird, zeigt das Männchen von den benachbarten Ästen aus, in etwa $\frac{1}{2}$ —1 Meter Entfernung vom Nest, den Rüttelflug, der während der Fütterung der Jungvögel zunehmend von Männchen und Weibchen häufiger gebracht wird, jedoch kurz vor dem Ausfliegen der Jungen wieder abklingt (Tabelle 7). Der phylogenetische Ursprung dieser Verhaltensweise scheint der Insektenfang in der Luft zu sein, mit dem es in Form und Ausführung identisch ist. Unterstützt wird diese Hypothese durch die Beobachtung eines erfolgreichen Mückenfanges während des Rüttelns. Die Funktion des Rüttelns könnte darin bestehen, dem beobachtenden Eichelhäher Insektenfang vorzutäuschen und damit die Nestentdeckung zu verhindern. Die zeitliche Koinzidenz von maximaler Häufigkeit des Rüttelns und maximaler Nestgefährdung spricht für diese Hypothese (Verhaltensmimikry). Besonders wirksam dürfte diese Verhaltensweise sein, wenn drei und mehr Altvögel gemeinsam füttern und vor dem Nest rütteln.

Tabelle 7 Abhängigkeit der Rüttelflughäufigkeit vom Alter der Jungen (Anzahl pro Stunde)

vor dem Schlüpfen	1.—6. Tag	7.—12. Tag	13.—18. Tag	Beobachtungszeit
1,7 R 3,4 F				33 h 22'
	12 R 11,6 F			56 h 55'
		22,7 R 19,9 F		24 h 30'
			10,9 R 38,5 F	21 h 10'
Summe des „Rüttelns“ (R) = 1499				
Summe des Fütterns (F) = 2088				
Summe der Beobachtungszeit = 135 h 57'				

Neben diesen direkt gegen den Nestfeind gerichteten Anpassungen besitzt die Schwanzmeise zwei weitere, die allgemein gegen hohe Nestverluste wirksam sind: verlängerte Brutsaison und kurze Brüte- und Nestlingszeit.

Die Schwanzmeise beginnt mit der Ablage des ersten Eies bei warmem Frühlingswetter um mehr als 14 Tage früher als die echten Meisen (Tabelle 8). Das früheste Gelege fand BENETT (nach LACK 1958) am 23. 2. in England. Am Bodensee notierte ich das erste Ei am 24. 3. 1966. Nachgelege können bis Mitte Mai noch gezeitigt werden. In seltenen Fällen (nach LACK) wurden sogar noch im Juni frische Gelege gefunden. Am unteren Inn beobachteten REICHHOLF und ERLINGER (mündl.) mehrfach Ende August fütternde Altvögel im Auwald, und TAYLER (1945) beschreibt sogar noch für den 31. 10. 1944 fütternde Altvögel. Damit erstreckt sich die Brutsaison über wenigstens fünf Monate (von Februar— Juni), ohne daß aber zwei Bruten gemacht werden.

Dieser langen Brutsaison steht eine extrem kurze Nestlingszeit gegenüber. Die Bebrütung der Gelege beginnt bereits vor Ablage des letzten Eies, und die Jungen schlüpfen unter günstigen Bedingungen schon nach 12—14 Tagen. Die Nestlingszeit für die echten Meisen gibt LÖHRL (1964) mit 20 Tagen an, wogegen die Schwanzmeisen mit 18 (bei Regen mit 19) Tagen das Nest verlassen. Bei einer Störung können Schwanzmeisen bereits zwei Tage vor dem regulären Ausfliegen das Nest verlassen, und sie werden dann auch von den Eltern gefüttert. Das Zusammenrückverhalten ist zu dieser Zeit bereits ausgebildet. Die Schwanzmeisen können somit um bis zu vier Tage (= 20%) die Nestlingszeit verkürzen und damit die Überlebenschance für nicht zerstörte Nester steigern.

Dazu kommt noch eine Steigerung der Überlebenschance jedes einzelnen Jungen durch die Fütterung mehrerer Altvögel an einem Nest, wodurch eine Nesthaken-

Tabelle 8 Vergleich der Legebeginndaten von Möggingen

	1965	1966	1967	1968
Schwanzmeise (S)	7. 4.	24. 3.	5. 4.	1. 4.
Kohlmeise (K)	11. 4.	8. 4.	16. 4.	15. 4.
Blaumeise (B)	15. 4.	11. 4.	20. 4.	15. 4.
K — S	4	15	11	14 Tage
B — S	8	18	15	14 Tage

Schwanzmeisen-Legebeginndaten von England (LACK 1958)

	1949	28. 3.
	1950	9. 4.
	1951	17. 4.
	1955	20. 4.
	1956	5. 4.
	1957	30. 3.

situation trotz der hohen Jungenzahl (bis 12 und mehr) verhindert wird. Dies ist keineswegs ein Ausnahmefall, denn ich konnte es mehrfach an verschiedenen Nestern beobachten (siehe Teil II).

2.4. Populationsökologische Konsequenzen

D. & E. LACK (1958) wundern sich, daß die Schwanzmeise in England trotz des hohen Nestverlustes von 84% überleben kann. Diese Verlustquote liegt höher als in meinem Untersuchungsgebiet in Deutschland (76%). Die englische Siedlungsdichte mit einem Paar auf 5,3 Hektar ist doppelt so groß wie im Laubmischwald in Niederbayern (ein Paar auf 12 Hektar) und viermal größer als im Sekundärauwald am unteren Inn (ein Paar auf 21 Hektar). Die genauere Analyse der Daten von LACK zeigt jedoch eine andere ökologische Situation. Die englische Schwanzmeisenpopulation (*A. c. roseus*) ist speziell an Heckenbiotope angepaßt. Von 431 Nestern waren 346 in Dornhecken und 85 außerhalb. Die Heckenester haben erstaunlicherweise mit 26% Ausfliegererfolg praktisch denselben Wert wie die Bodenseepopulation. Dagegen ist bei Nestern außerhalb von Dornhecken fast stets ein 100%iger Ausfall zu vermerken. Die Heckenester produzieren mehr Junge als nötig, um den Bestand zu halten, da bei einer durchschnittlichen Gelegegröße von 9,4 Eiern (British Trust for Ornithology, nach LACK) nur 1,2 Nester pro Paar nötig wären, um den Bestand zu halten. Tatsächlich bauten 29 Brutpaare 44 Nester, also fast 1,5 Nester pro Brutpaar. Der somit produzierte Überschuß geht in die suboptimalen Biotope außerhalb der Dornhecken.

Die Aufstellung der Sterberaten (Mortalität) aus dem Beringungsmaterial, sowie die Größe von Nest- bzw. Eiverlusten in meinem süddeutschen Untersuchungsgebiet ermöglichen allgemeinere Aussagen zur Populationsdynamik.

Nach der allgemeinen Populationsgleichung von ZWÖLFER (1930) gilt:

$$N_1 = N_0 \cdot p \cdot i (1 - q) + S$$

N_1 = Enddichte; N_0 = Anfangsdichte; p = mittlere Eizahl pro Weibchen; i = Sexualindex; q = Verlustrate; S = Zahl der überlebenden fortpflanzungsfähigen Adulten bis zur nächsten Fortpflanzungsperiode.

Daraus ergibt sich für die Bedingung des popularen Gleichgewichts ($N_1 = N_0$) eine zulässige Verlustquote von

$$q = 1 - \frac{1 - S}{p \cdot i}.$$

Die Größe S muß im Gegensatz zu den meisten Insektenpopulationen, für die ZWÖLFER die Populationsgleichung erstellte, bei Vögeln hinzugefügt werden, da immerhin noch rund die Hälfte einer Schwanzmeisenbrutpopulation bis zur nächsten Brutzeit überlebt. Setzt man meine für die Schwanzmeise ermittelten Werte in die Gleichung ein ($p = 14$ Eier bei 1,5 Nestern pro Paar und einer durchschnittlichen

Eizahl von 9,4 pro Nest; $i = \frac{1}{2}$ für ein Geschlechterverhältnis von 1 : 1; $S = 7$ Ex. für 49% Überlebensrate und bezogen auf eine Ausgangspopulation von $N_0 = 14,2$ Schwanzmeisen, also 7,1 ♀♀, die 100 Eier legen), so erhält man eine zulässige Verlustrate von 92,8% der abgelegten 100 Eier für eine Fortpflanzungsperiode. Das heißt, bei einem 50%igen Ausfall der Erwachsenen genügen 7,2% überlebender Eier bis zur nächsten Fortpflanzungsperiode, um die Bestandsdichte aufrechtzuerhalten. Diese Gesamtverlustquote kann man nun in einzelne Sterblichkeitsraten entsprechend den verschiedenen Todesursachen wie Eierverluste, Jungen- und Wintersterblichkeit aufgliedern. Die Jungensterblichkeit vom Ausfliegen bis zum ersten Winter konnte ich mit Hilfe der Beringungsdaten mit 1,1%, die Mortalität im ersten Winter zu 5,9% (zusammen 7%) bestimmen. (Die Prozentwerte beziehen sich auf die Ausgangsgröße von 100 abgelegten Eiern.)

Diese drastische Reduktion der Mortalität nach dem Ausfliegen macht daher enorm hohe Nestverluste, nämlich 85,8% der abgelegten Eier, zulässig. Da 100 Nester im Mittel 940 Eier enthalten, errechnet sich daraus ein maximal zulässiger Nestverlust von 91%. Die englische Population mit einem Nestverlust von 84% kann somit — vorausgesetzt, daß die Sterberaten im ersten Jahr nicht wesentlich von denen in Deutschland verschieden sind — ihre Populationsgröße aufrechterhalten. Der mit 26% recht hohe Ausfliegeerfolg der Heckennester erzeugt sogar eine beträchtliche Überproduktion, die von den „Verschleißzonen“ außerhalb der Dornhecken aufgefangen wird. Das erklärt auch die relativ hohe Populationsdichte (s. o.).

Der Ausfliegeerfolg von Nestern in meinen süddeutschen Untersuchungsgebieten liegt mit 22% ebenfalls noch deutlich über dem Verlustbereich für populäres Gleichgewicht. Da jedoch starke Fluktuationen in den Bestandsgrößen dieser Gebiete mir aus dem vorliegenden Material nicht ersichtlich sind, ist anzunehmen, daß bereits in den Anfangsphasen steigender Populationsdichte der Feinddruck durch die Nesträuber so stark zunimmt, daß eine relativ gute Balance aufrechterhalten bleibt: so schwankte beispielsweise die Zahl der Brutpaare in meinem Untersuchungsgebiet am Bodensee 1965: 19 Brutpaare, 1966: 22 Brutpaare und 1967: 18 Brutpaare.

Möglicherweise sind aber die Invasionen aus dem Osten auf schwachen Feinddruck und damit verbundenen hohen Ausfliegeerfolg zurückzuführen.

Daß der Feinddruck auch in England den Schlüsselfaktor in der Populationsdynamik der Schwanzmeise darstellt, wird nicht nur durch die Feststellungen von LACK wahrscheinlich gemacht, sondern auch durch die erstaunliche Übereinstimmung der mittleren Gelegegröße von 9,4 Eiern. Die meisten Singvögel zeigen charakteristische Schwankungen der Gelegegröße in den verschiedenen Gebieten Europas. Beim Trauerschnäpper, beispielsweise, beträgt die mittlere Gelegegröße im südbadischen Auwald 6,3; im Kiefernwald bei Bruchsal 5,9 und in Südwestengland

6.9 Eier (LÖHRL 1965). Bei der Schwanzmeise ergaben sich im Gegensatz dazu keine Unterschiede in der Gelegegröße, obwohl in England die Nester überwiegend in Hecken angelegt sind. Dies deutet darauf hin, daß nicht die Umweltseinflüsse von Wetter und Nahrung die für die Art optimale Eizahl „einregulieren“, sondern der Feinddruck. Die Schwanzmeise kann daher als Modell für eine vom Feind kontrollierte Vogelpopulation gelten.

2.5. Diskussion: „The place in which to live“

Die optimale Konstellation von Umweltfaktoren, die erfolgreiches Überleben und Fortpflanzen für die Art ermöglichen („the place in which to live“ ANDREWARTHA & BIRCH 1954), läßt sich für die Schwanzmeise nur in statistischem Sinne angeben. Es gibt keinen absolut sicheren Nist- oder Schlafplatz, und auch die nahrungsökologische Nische läßt sich räumlich nicht exakt abgrenzen. Die Garantie für den lokalen Fortbestand einer Population gibt die Regelung der Populationsdichte durch den Nesträuber. Die hohe Fortpflanzungsrate wird durch den Feinddruck kompensiert. Einflüsse von der abiotischen Umwelt und von Veränderungen der Nahrungsbasis dürften für die aktuelle Populationsdynamik keine entscheidende Regelgröße darstellen. Durch die Entwicklung des Sozialverhaltens verbunden mit der vom Feind verursachten relativen Seltenheit haben Mortalitätsfaktoren der Umwelt an populationsökologischer Wirksamkeit verloren.

Die Populationsdichte der Schwanzmeise dürfte vielmehr durch eine von der Nestdichte abhängige Feindwirkung bestimmt sein, wobei jedoch in diesem Räuber-Beute-System der Räuber nicht von der Häufigkeit der Beute abhängig ist. Es wäre deshalb zu erwarten, daß bei nachlassendem Feinddruck die Populationsdichte steigt. Die Dornhecken Englands sind nun offensichtlich ein besser geeigneter „place in which to live“, und tatsächlich gibt LACK (1958) eine bedeutend höhere Populationsdichte an.

Teil II: Das Sozialverhalten

1. Die soziale Organisation

1.1. Die Populationsstruktur

Das räumliche und zeitliche Verteilungsmuster charakterisiert das Ausmaß des Sozialverhaltens einer Art.

Das eine Extrem bilden beispielsweise die Hamster, die als Einzelgänger nur vorübergehend zur Fortpflanzungszeit einen Bau gemeinsam bewohnen (EIBL-EIBESFELDT 1953). Andere Tiere vergesellschaften sich zu bestimmten Jahreszeiten, wie z. B. die echten Meisen, die während des Winters in lockeren Trupps beieinander sind. Bei den Siedelwebern (*Philetairus socius*) leben große Ansammlungen in einem einzigen Nest (BERNDT-MEISE 1962). Graugänse bilden lebenslange Dauerehen

(LORENZ 1963). Die verschiedensten Organisationsstufen von minimaler Kontaktnahme bis zur Bildung dauerhafter Sozietäten sind bei den Vögeln zu finden (EIBL-EIBESFELDT 1967, WYNNE-EDWARDS 1962).

Um das Sozialverhalten der Schwanzmeisen charakterisieren zu können, muß zunächst das Verteilungsmuster außerhalb und während der Brutzeit untersucht werden.

Außerhalb der Brutzeit lebt die Schwanzmeise in geschlossenen Trupps, deren Größe am unteren Inn von 4—16 Exemplaren variierte. Die mittlere Schwarmgröße betrug 9,4 Individuen, berechnet aus 28 ausgezählten verschiedenen Gruppen (REICHHOLF unpubl.). Öfters treffen sich mehrere Schwärme und bleiben einen gewissen Zeitraum beisammen. Die mittlere Größe der zusammengesetzten Schwärme betrug 33,4 Individuen (berechnet aus 20 verschiedenen Trupps, REICHHOLF s. o.). Die Größe der zusammengesetzten Schwärme schwankte von 20 bis mehr als 300 Exemplaren. Die Verteilung der Individuen im Revier entspricht dem insulären Verteilungstyp (SCHWERDTFEGER 1968), d. h., die Individuen verteilen sich durch den dauernden Sozialkontakt nie regelmäßig über das gesamte Areal. Im Gegensatz dazu sind die Schwärme selbst mehr oder weniger regelmäßig über den Biotop verteilt (Abb. 25).

Die Erwachsenenschwärme besitzen feste Reviere. Dies ermöglicht eine optimale Ausnutzung des im Winter limitierend wirkenden Insektenangebotes. Die Jungenschwärme haben noch kein Revier. Man trifft sie öfters mit anderen Schwärmen vergesellschaftet. Jungengroßschwärme mit 50 und mehr Individuen können sich auf diese Weise bilden.

In der Brutzeit wird das Schwarmrevier in Territorien aufgeteilt. Dies stellt die Kompromißlösung dar für die Wechselwirkung von Schwarmzusammenhalt und Territorialität zur Brutzeit. Denn auch während der Brutzeit stehen die einzelnen Brutpaare miteinander in dauerndem Kontakt. Sie übernachten bis zur Fertigstellung des Nestes in der gewohnten Schlafreihe und nur während der Brutzeit (etwa 6 Wochen) schlafen sie im Nest.



Abb. 25. Verteilung der Neststandorte (o) und Schwarmreviere von drei Schwanzmeisenschwärmen im Auwald bei Aigen am Inn 1968.

1.2. Die Sozialstruktur

1.2.1. Der Jungenschwarm

Der Jungenschwarm unterscheidet sich vom Erwachsenenschwarm durch noch festeren Zusammenhalt und strenge Rangordnung. Ein Revier ist nicht festgelegt, sondern wird erst nach der Verpaarung im Spätwinter aufgebaut.

1.2.1.1. Das Ausfliegen aus dem Nest

18 Tage nach dem Schlüpfen verlassen die Jungen, meist in den frühen Morgenstunden, einzeln das Nest. Sofort nach dem Ausfliegen rufen sie sehr intensiv. Damit stellen sie einerseits mit den Nestgeschwistern, andererseits mit den Eltern Rufkontakt her. Erst, wenn die Jungen dicht zusammengedrückt auf einem Ast sitzen, verhalten sie sich ruhig. Aus diesem Verhalten ergibt sich, daß nie ein Jungvogel irgendwo allein sitzt und nicht regelmäßig gefüttert wird. Andererseits wirkt die geschlossene Reihe wie ein größerer Organismus, so daß der Wärmeverlust pro Individuum geringer wird (Oberflächen-Volumen-Beziehung). Dieser Kälteschutz ist besonders wichtig, da die Jungen in der ersten Zeit nach dem Ausfliegen bei kühler Witterung sehr gefährdet sind. In diese Periode fallen die größten Jungenverluste (bei der Kohlmeise sind es 21,1%, Abb. 11) bei vielen Kleinvogelarten. Der Einzelvogel in der Reihe ist zudem besser vor Feinden geschützt, da die Gruppe bei Gefahr in alle Richtungen auseinanderstiebt, wobei der Angreifer dem Konfusionseffekt unterliegt (Abb. 26).



Abb. 26. Schwanzmeisen-Schlafreihe in Alarmstellung. Die Richtung der Schwänze gibt die Abflugrichtung an (Konfusionseffekt). Foto: H. LÖHRL.

In den ersten beiden Tagen nach dem Ausfliegen zeigen die jungen Schwanzmeisen hohe Platzkonstanz. Nach zwei Tagen haben sie sich gewöhnlich nicht mehr als 100 Meter vom Nest entfernt. Sie brauchen noch sehr viel Ruhe. Zwei Tage flügge Schwanzmeisen schliefen 40 Minuten dicht nebeneinandergerückt und folgten nur 10 Minuten aktiv den Eltern. Daß das Schlafbedürfnis angeborenermaßen stark ausgeprägt ist, demonstrierten handaufgezogene Schwanzmeisen (Abb. 27), die im Käfig eine analoge Verteilung von Ruhe und Aktivität wie die Jungen im Freiland zeigten. Die Eltern kennen den Ruheplatz sehr genau. Die Jungen müssen keine Standortlaute geben, um gefunden zu werden (Schutz vor Freßfeinden!). Einen Flug junger Meisen hört man dagegen von weitem. Da die Schwanzmeisen mit ihrer 18tägigen Nestlingszeit im Mittel zwei Tage früher als die echten Meisen (LÖHRL 1964) das Nest verlassen, verhalten sich die Jungen in diesen beiden Tagen außerhalb des Nestes noch durchaus wie Nestlinge. Die starke Gefährdung durch Nesträuber ist möglicherweise eine Ursache für dieses zeitige Ausfliegen.

Im Laufe der nächsten acht Tage setzt in der kleinen Gruppe eine intraspezifische Auseinandersetzung ausgeprägter ein als bei den anderen Meisen, da sich im Jungenschwarm zunächst eine lineare Rangordnung ausbildet. Beim Zusammenrücken versuchen alle in die Mitte der Reihe zu gelangen. Dabei fliegen die außen sitzenden in die Mitte auf die anderen und drängen sich dazwischen (Abb. 28 für Altvögel). Das geht solange, bis das schwächste außen sitzen bleibt. Die stärksten gelangen in die Mitte und erreichen damit möglicherweise günstigere Wärmeschutzverhältnisse. Diese Auseinandersetzung richtet sich also gegen die schwächsten und stellt ein konstitutionsförderndes Verhalten dar für den Schwarm. Bei ungünstigen Umweltbedingungen wird gleichsam eine Nesthächensituation (LÖHRL 1968) ge-

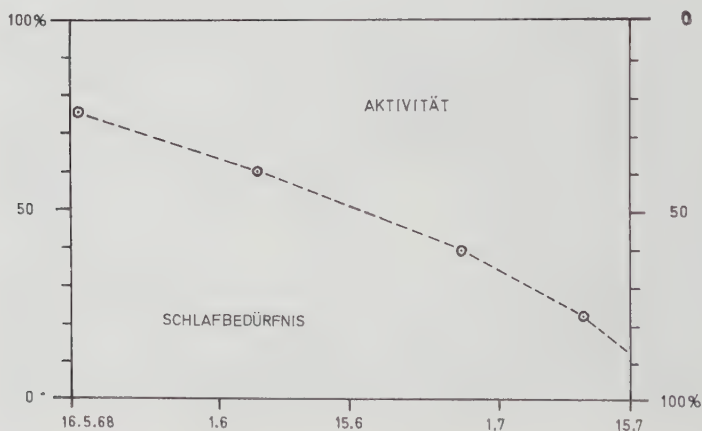


Abb. 27. Prozentuale Abnahme des Schlafbedürfnisses während des Tages und Zunahme der Aktivität von sieben am 16. 5. 1968 ausgeflogenen Schwanzmeisen. Beobachtungen im Flugkäfig.

schaffen, während in normalen Jahren auch die Außenglieder der Gruppe bessere Überlebenschancen haben, als isolierte Jungvögel der echten Meisen, da sie nur etwa die halbe Körperoberfläche der Umgebung exponieren müssen.

Mit langsam steigender Aktivität wächst der Aktionsradius. Nach drei Wochen nach Verlassen des Nestes sind die Schwanzmeisen selbständig. Zwei Nestgemein-

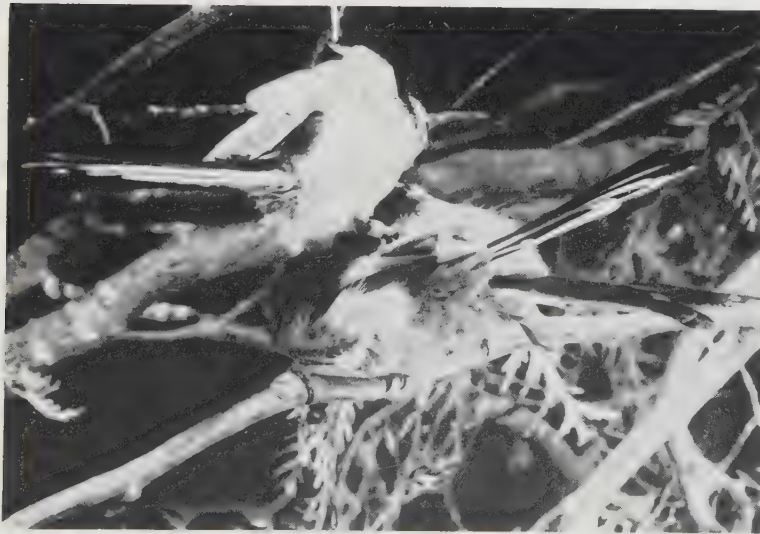


Abb. 28. Schwanzmeisen beim Zusammenrücken zur Schlafreihe: Einfliegen in die Mitte. Foto: H. LÖHRL.

schaften, die am 8. bzw. 10. 5. 1966 ausgeflogen waren, wurden am 26. 5. noch ab und zu von allen vier Eltern gefüttert. Im Gegensatz dazu werden die Jungen von Kohl- und Blaumeisen meist nur 8—10 Tage gefüttert (LÖHRL mündl.).

Lange Führungszeit und intensive Jungenbetreuung wurde bei vielen Gruppen entwickelt. Komplizierte Verhaltensweisen, die nicht streng angeboren sind, können in dieser Zeit erlernt werden. Affenkinder werden langsam in das komplizierte Sozialverhalten der Gruppe eingeführt (VAN LAWICK-GOODALL 1967) und Nestflüchter (Hühner, Enten, Limikolen usw.) führen ihre Jungen an die artspezifischen Nahrungsplätze. Lange Führungszeit steigert die Überlebenschancen für die Jungtiere.

Die junge Schwanzmeise lernt in den drei Wochen Führungszeit die Nestgeschwister — und damit ihre Gruppe — individuell kennen und sie muß sich nur langsam auf selbständige Nahrungssuche umstellen. Gleichzeitig werden die verschiedenen Tätigkeiten des Schwarmes wie Nahrungssuche, Baden, Gefiederpflege und Schlafen synchronisiert, so daß die Jungen der Gruppe praktisch immer das gleiche tun.

An die kritische Phase nach dem Ausfliegen ist die Schwanzmeise also durch mehrere „Sicherheitsmaßnahmen“ angepaßt: 1. enges Zusammenrücken verhindert ein Auskühlen des Körpers und hält die Gruppe zur Fütterung durch die Altvögel zusammen. 2. Hohe Platzkonstanz verhindert, daß einzelne Jungvögel den Anschluß an die Gruppe verlieren und 3. lange Führungszeit ermöglicht persönliches Kennenlernen der Nestgeschwister, Synchronisierung der Tagesaktivität und eine langsame Umstellung auf selbständige Nahrungssuche.

1.2.1.2. Rangordnung

Der bisher von den Eltern geführte und gefütterte Schwarm bleibt nach dem Selbständigwerden als soziale Einheit bis zum Frühling erhalten. Von den 9 Jungvögeln, die am 10. 5. 1966 ausflogen, habe ich am 20. 2. 1967 7 Individuen wieder geschlossen in einem Trupp beobachtet (die Vögel waren buntberingt). Von 11 Jungvögeln konnte ich am 10. 12. 1966 noch 9 Tiere in einem Trupp beobachten (siehe auch Teil I).

Mit dem Selbständigwerden beginnen die Rangordnungskämpfe, deren Ergebnis eine lineare Rangordnung ist. Ihr Anfang fällt mit dem Beginn der Jugendvollmauser zusammen. Adultschwärme können eine komplexere Rangordnung je nach dem Grad der Bekanntheit haben.

Die Jungen beginnen zuerst zu singen, drohen sich gegenseitig mit hochgestelltem Kopf- und Kehlgefieder an, haaken sich, jagen sich minutenlang durch Gezweige und verkrallen sich im Extremfall sogar so sehr, daß sie kämpfend zu Boden fallen.

Die Ausbildung der Rangordnung erfolgt hierbei in zwei Abschnitten: Zunächst wird eine Rangordnung nach dem Prinzip „jeder gegen jeden“ aufgebaut, wobei das Geschlecht keine Rolle spielt, jedoch die Männchen im allgemeinen siegen. Das Er-

gebnis ist eine Rangordnung, in der zuerst die stärksten Männchen, dann die schwächeren Männchen die eine Gruppe, und die stärkeren und schwächeren Weibchen die andere Gruppe bilden. An der Spitze steht das stärkste Männchen, am Schluß das schwächste Weibchen. Hierzu ein Beispiel: 7 handaufgezogene Schwanzmeisen aus einem Nest flogen am 15. 5. 1968 (gleichzeitig mit den im Nest verbliebenen 4 Geschwistern) aus. Am 8. 6. 1967 hatte sich folgende Rangordnung gebildet:

1 Grünorange	♂
2 Rotweiß	♂
3 Unberingt	♂
4 Blauweiß	♂
5 Gelb	♀
6 Rot	♀
7 Blau	♀

Daraus ergab sich die Sitzordnung in der Schlafreihe:

3 6 5 1 2 7 4.

Die stärksten Männchen saßen also in der Mitte, die schwächsten Männchen außen; die Sitzordnung der Weibchen wechselte noch.

1.2.1.3. Jugendbalz

Der zweite Abschnitt der Rangordnungsbildung erfolgt etwa 14 Tage später, wenn die Männchen verstärkt miteinander kämpfen. Im Käfig führte dies soweit, daß die beiden schwächsten Männchen (Unberingt und Blauweiß) entfernt werden mußten. Im Freien dagegen bleibt der Trupp der Nestgeschwister beisammen. Noch 34 Tage nach dem Ausfliegen beobachtete ich zwei komplette Geschwisterschwärme. Die Männchenkämpfe sprengen den Schwarm nicht, da die Unterlegenen tagsüber ausweichen können. Abends sammeln sie sich dann trotzdem wieder zur Schlafgemeinschaft, da das Komment des Zusammenrückens auch zugleich genau geregelt ist. Die Schwächsten rutschen zuerst zusammen, dann folgen die stärkeren und ganz zuletzt fliegen die Stärksten ein und drängen sich in die Mitte.

Gleichzeitig mit den Kämpfen beginnen die Schwanzmeisen zu singen. Der Gesang ist ein relativ leises Zwitschern, verbunden mit typischen Körperhaltungen (hochgerichteter Kopf, horizontale Bewegungen), und er erinnert stark an das „fluffed singing“ der Prachtfinken (HARRISON 1962, KUNDEL 1967). Er ist nicht geschlechtsspezifisch, sondern wird von beiden Geschlechtern gleichermaßen vorgetragen. Allerdings singen rangniedere Tiere weniger, und die Omegatiere überhaupt nicht, so daß die Annahme einer aggressionsauslösenden Wirkung des Gesanges gerechtfertigt erscheint. Unterstützt wird die Hypothese von folgender Beobachtung (die mit verschiedenen Tieren durchgeführt wurde, also keine einmalige Beobachtung darstellt): Unberingt (ein unterlegenes Männchen) wird im Frühjahr nach einem

Jahr Trennung mit einem unterlegenen Weibchen zusammengebracht. Die ganze Zeit standen ihre Käfige nebeneinander, so daß sie sich hören und sehen konnten. In den ersten 5 Minuten nach dem Zusammenbringen sangen beide intensiv. Während des Gesanges zeigten sie mehrmals Kampfintensionsbewegungen, jedoch kam es zu keinem Kampf. Nach 4 Minuten hörte Rotring, das Weibchen, mit dem Singen auf, während Unberingt noch eine halbe Minute weitersang. Danach saßen beide einen Augenblick unbewegt. Plötzlich — ohne eine Lautäußerung — begannen sie zu kämpfen. Rot war sofort unterlegen. Es mußte nach kurzer Zeit aus dem Käfig entfernt werden.

Die Bedeutung des Jugendgesanges ist noch nicht geklärt. Nach meinen Beobachtungen scheint dieses Singen bei der Schwanzmeise ein Kräftenessen ohne Kampf zu sein. Der Gesang erleichtert das Zusammenleben in der kleinen, untereinander individuell bekannten Gruppe. Er verhindert Kämpfe zu einer Zeit, in der die Ausbildung von Revieren noch sinnlos wäre, demonstriert aber die momentane Rangordnungsposition. Der Gesang der adulten Schwanzmeisen ist mit dem Jugendgesang anscheinend identisch. Genauere Untersuchungen, vor allem Klangspektrogramme, müssen jedoch zur Klärung dieser Frage abgewartet werden.

Gleichzeitig mit den Kämpfen der Männchen beginnt auch die Jugendbalz. Alle Bewegungen der typischen Balz bis zur versuchten Begattung werden dabei gebracht. Die Weibchen machen echte Nestbaubewegungen, allerdings nicht in integriertem Zusammenhang und der richtigen Reihenfolge. Sie zeigen Klebebewegungen mit nicht vorhandenen „Spinnfäden“, Einsteckbewegungen mit „Federn“ und Strampeln wie beim Ausmulden des Nestes. Auslösend kann bereits eine hohle Hand oder ein Futtergefäß wirken. Das Interesse für Federn ist groß. Sie werden minutenlang im Schnabel festgehalten und umhergetragen. Sogar der Kiel wird weichgebissen, entsprechend dem Verhalten der Erwachsenen vor dem Einbauen ins Nest.

1.2.1.4. Herbst- und Winterschwarm

Während der Führungszeit bringen die Altvögel einer Teilpopulation, d. h. einer lockeren Brutkolonie, ihre Jugendschwärme zusammen. Dieses Zusammenführen erfolgt jedoch erst einige Tage nach dem Ausfliegen. So beobachtete ich das Zusammentreffen zweier Jugendschwärme, die am 8. und 10. 5. 1966 ausgeflogen waren, erst am 16. 5. Die auf diese Weise entstandenen Jungengroßschwärme können zusätzlich durch andere im Laufe des Sommers weiter vergrößert werden. So kann ein (Jungen)großschwarm entstehen, der mehr als 300 Individuen hat (REICHHOLF am 30. 10. 1963 am unteren Inn). Die Entstehung der Jungengroßschwärme wird durch das Fehlen von Revieren ermöglicht. Der Zusammenschluß erfolgt jedoch nur tagsüber. Nach meinen Freilandbeobachtungen trennen sie sich abends wieder und übernachten in ihren Einzelschwärmen. Junge Schwanzmeisen streifen weit umher und führen möglicherweise ökologische Wanderungen aus (vom Mischwald in die

Flußauen). Die Jungenschwärme leben in den Gebieten zwischen den von Erwachsenenschwärmen besetzten Territorien.

1.2.1.5. Balz und Verpaarung

Der Jungenschwarm löst sich später als die Erwachsenenenschwärme, nämlich Ende Februar bis März, auf. In meinen Untersuchungsgebieten trafen sich die Schwärme an einem Balzplatz. Dort fand die Paarbildung statt. 1962 beobachtete REICHHOLF (unpubl.) an einem derartigen Balzplatz am unteren Inn vom 6.1 bis 31. 3. bis zu 100 Individuen in einer bestimmten Buschgruppe, bestehend aus Weiden und Erlen. Aus der Zusammensetzung von streifen- und weißköpfigen Individuen war ersichtlich, daß es sich um keinen fest zusammenhängenden Schwarm handeln konnte, sondern daß stets einzelne Gruppen neu hinzukamen und andere wieder abzogen. Die Truppröße betrug 20–30 Exemplare.

Einen weiteren Balzplatz fand ich 1965 in Möggingen. Es handelte sich um mehr als 50 Individuen, die in einem kleinen Waldstück balzten und kämpften. Der Balzplatz wurde vom Erwachsenenenschwarm der Gegend regelmäßig besucht. Möglicherweise kamen auch andere Adultschwärme hinzu, da der Balzplatz zwischen drei Revieren lag. Mehrjährige Schwanzmeisen aus einem Schwarm mit festem Revier hatten ebenfalls die Möglichkeit, am Balzplatz einen Partner zu finden, ohne ihren Trupp verlassen zu müssen. Einzelne Schwarmgrößen betrugen 5, 6, 6, 7 und 9 Exemplare. 1968 hielt sich am 26./27. 3. ein Trupp von 20 Exemplaren im Schloßpark der Vogelwarte auf, während gleichzeitig die drei Paare des Erwachsenenenschwarmes an ihren Nestern bauten. Die Verpaarung der Jungen erfolgte also später als die der Erwachsenen. Auch am unteren Inn war Ende März 1962 in der Nähe des Balzplatzes von einem Schwanzmeisenpaar bereits ein Nest begonnen worden.

1.2.1.6. Die Funktion des Balzplatzes

An den Balzplätzen tauschen die verschiedenen Jungenschwärme ihre Individuen aus. Die Wahrscheinlichkeit zur Bildung von Geschwisterpaaren dürfte dadurch stark reduziert werden. Aus der Literatur ist nur ein Fall für Geschwisterehe bei der Schwanzmeise bekannt (LAMBERT 1931). Dies ist für eine sehr ortsgebundene Art besonders wichtig, um den Genfluß aufrechtzuerhalten. Andererseits ist der Balzplatz möglicherweise eine Dichtekontrolle im Sinne der Theorie von WYNNE-EDWARDS (1962). Da die Siedlungsdichte der Schwanzmeise in unseren Gebieten nur gering ist, gibt ein Balzplatz optimale Verpaarungschancen.

1.2.1.7. Schwarmauflösung und Reviergründung — Übergang in den Erwachsenenenschwarm

Nach der Paarbildung suchen die Paare Anschluß an bereits vorhandene Schwärme. Auf diese Weise füllen sie die kleiner gewordenen Trupps der Adult-

schwärme auf. Die Aufnahme in einen Erwachsenenenschwarm erfolgt allmählich. Ein neu hinzugekommenes Paar im Schloßpark der Vogelwarte wurde erst nach dem Ausfliegen der Jungen in den ansässigen Schwarm aufgenommen. Da die neu hinzugekommenen in einer Zeit eintreffen, wo sich der Schwarmzusammenhalt lockert, ist die Neigung zur Neuaufnahme, aber auch die Tendenz zum Ausschluß, besonders gering. Nach der Brutzeit, wenn sich der Schwarm von neuem zusammenschließt, ist die Aufnahme weniger schwierig.

Neue Paare siedeln sich am Rande von bereits besetzten Revieren an. Sie bauen ein Territorium auf, das anfangs gegen alle, später nur noch gegen unbekannte Schwanzmeisen verteidigt wird. So lernen die neuangesiedelten langsam die anwesenden Schwanzmeisen kennen. Die erste Kontaktnahme findet bei der Nahrungssuche statt. Nach einigen Wochen werden sie dann in die Schlafgemeinschaft aufgenommen.

1.2.2. Der Erwachsenenenschwarm

1.2.2.1. Verhalten im Herbst und Winter

Im Gegensatz zu den Jungenschwärmen besitzen die Erwachsenenenschwärme ein Dauerrevier. Die Gründung des Territoriums erfolgt ohne Revierkämpfe, da es identisch ist mit der Summe der Brutreviere, die nach der Brutzeit aufgelöst werden. Das Territorium dient der Nahrungssuche und wird täglich durchstreift. Da meist ein fester Übernachtungsplatz beibehalten wird (Lack 1958), sieht es so aus, als bewegten sich die Schwanzmeisen jeden Tag auf der gleichen Route. Doch genauere Beobachtung zeigt, daß systematisch praktisch alle Bäume des Reviers nach Nahrung abgesucht werden.

Der Zusammenhalt eines Erwachsenenenschwarmes ist nicht so fest wie im Jungenschwarm. Am 15. 12. 1966 wechselten z. B. zwei Individuen bei der Begegnung mit dem Nachbartrupp in diesen über. Am 12. 1. 1967 kehrten sie wieder in den alten Trupp zurück, wo sie bis zur Brutzeit blieben.

Die Rangordnung richtet sich vermutlich nach dem Bekanntheitsgrad, da während meiner Beobachtungszeit an der Vogelwarte immer das gleiche Männchen das stärkste war, während neu hinzugekommene sich ihm unterordneten. Die Weibchen sind offensichtlich von dieser Rangordnung ausgenommen. Diese Ausschließung bedeutet, daß die den Männchen unterlegenen Weibchen vor zu starker Aggression geschützt sind. Sie müssen nicht — wie rangniedere Männchen — am Rande der Schlafreihe sitzen. Die Bedeutung der Dominanz in dieser Gruppe liegt nicht im Anführen des Schwarmes, sondern im abendlichen Zusammenrücken, wo das Alpha-Männchen immer als letztes in die Mitte der Schlafreihe einfliegt. Verschiedene Beobachter, die das Verhalten im Winter untersuchten, fanden auch nie einen Anführer und nahmen deshalb an, daß der Schwanzmeisenschwarm ohne Rangordnung sei.

Dem Schwanzmeisenschwarm schließen sich häufig echte Meisen, Goldhähnchen, Kleiber und Baumläufer an. Über das Verhalten gemischter und einzelner Schwärme berichten BREHME (1966), VAN DEVENTER (1936), FELIX (1958), FRIELINGHAUS (1953), HAMERSTROM (1947), HINDE (1952), MAYFIELD (1937), NAKAMURA (1967), PAECHNATZ (1936), TOOBY (1947), WALLACE (1941) und WING (1941). Das Schwarmverhalten am Tag gleicht stark dem der echten Meisen, die sich am Abend aber wieder trennen, um einzeln zu übernachten.

1.2.2.2. Balz und Verpaarung

Im Januar beginnen in einem Erwachsenenschwarm die Männchen mit den Balzkämpfen. Je nach der Wetterlage erfolgt die Paarbildung rasch oder langsamer (bei schlechtem Wetter). In den Bewegungsweisen der Balz kommen die gleichen Komponenten vor, die auch beim Zusammenrücken gebracht werden. Die Einleitung ist ein „Hin-und-her-Rutschen“ auf dem Ast (parallel nebeneinander ausgerichtet). Geht das Weibchen in die Paarungsaufforderungsstellung (durch Ducken und leichtes Abspreizen der Flügel), so fliegt das Männchen zur Begattung auf. Die Begattung erfolgt rasch, ohne lange Werbung des Männchens.

Balz und Verpaarung erfolgen innerhalb eines Schwarmes. Auch nach der erfolgten Paarbildung trennen sich die Paare noch nicht vom Schwarm. Die Abtrennung wird zunächst von günstigem Wetter zu Beginn des Nestbaues, später auch von der fortgeschrittenen Jahreszeit ausgelöst.

1.2.2.3. Schwarmauflösung und Reviergründung

Unmittelbar nach der Balz verstärkt sich die Tendenz zur Absonderung der Paare. Sie wählen Reviere und vertreiben daraus sogar die Mitglieder des Schwarmes. Erste Anfänge von Nestbaubewegungen beobachtete ich Ende Januar im Englischen Garten in München (s. o.). Mit der Reviergründung findet gleichzeitig eine allmähliche Schwarmauflösung statt. Die aggressive Territorialität nimmt langsam zu. Anfangs sondern sich die Paare nur um die Mittagszeit ab. Erst im März bleiben die Paare auch tagsüber voneinander getrennt. Sie treffen sich aber immer noch am Abend, wo sie kurz gemeinsam nach Nahrung suchen, baden¹⁾ und schließlich zusammen übernachten. Beispielsweise beobachtete ich am 24. 3. 1968 ab 16.45 Uhr ein Paar. Um 17.50 Uhr traf es ein weiteres. Die Männchen jagten sich kurz, suchten aber dann gemeinsam nach Nahrung und schliefen zusammen (18.50 Uhr) am alten Schlafplatz.

1) Die Schwanzmeisen am Bodensee badeten — mit Ausnahme von Frosttagen — regelmäßig etwa 30—50 Minuten vor dem Schlafen; dasselbe beobachtete ich in Nürtingen bei einem Schwarm. Auch handaufgezogene Schwanzmeisen baden in derselben Zeit im Käfig. Nach dem Baden wurde nur mehr wenig nach Nahrung gesucht.

1.2.2.4. Brutzeit

Erst nach dem Fertigstellen der Nester im März löst sich der Schwarm endgültig auf. Von nun an schlafen die Paare im Nest (GRUBB 1944, NAKAMURA 1962, TOOBY 1946). Wie folgende Beobachtung zeigt, ergibt sich bei der Umstellung, den Schlafplatz in das Nest zu verlegen, zunächst eine Konfliktsituation. Am 10. 3. 1966 beobachtete ich um 18 Uhr ein Paar Schwanzmeisen, wie sie ins Nest einflogen, es aber wieder verließen. Um 18.20 Uhr kamen beide wieder in Nestnähe, flogen jedoch nicht ins Nest. Bis zur Dunkelheit (18.45 Uhr) kamen sie nicht wieder, schliefen also noch am Schlafplatz. Am 12. 3. flogen beide um 17.50 Uhr sofort ins Nest.

Bis zum Schlüpfen der Jungen ist nun der Schwarm aufgelöst. Nur selten begegnen sich die Paare bei der Futtersuche, da die Reviergrenzen eingehalten werden. Das Nest, das wie ein guter Kälteisolator wirkt, ersetzt die Schlafreihe in der Zeit, in der die innerartliche Aggression am größten ist. Ein überzähliges Tier kann aber dennoch u. U. gemeinsam mit einem Paar im Nest übernachten, wie CASEMENT (1951) beobachtete.

1.2.2.5. Gemeinsame Jungenaufzucht

Obgleich die Schwanzmeisen zu Beginn der Brutzeit gegen Artgenossen aggressiv sind, kennt doch jedes Paare eines Trupps die Nester der anderen. So beobachtete ich am 24. 3. 1968 im Schloßpark der Vogelwarte ein buntberingtes Paar beim Nestbau. Kurz danach kam ein anderes Paar, das ebenfalls individuell gekennzeichnet war, und baute am selben Nest weiter. Bei der Rückkehr des ersten Paares wurde dieses von den beiden anderen, den Nestbesitzern, verjagt. Dabei befanden sich die Nester der beiden Paare sogar in verschiedenen Baustadien. Paar Nr. 1 baute mit Flechten am dem fremden Nest weiter, obgleich sie in ihr eigenes bereits Federn eintrugen. KEIM (1931) beobachtete eine Schwanzmeise, die „das Fernsein der Nestinhaber dazu benützte, um ganz gehörig Nistmaterial von dem schon fast fertigen wegzuholen“. Auch hier war also dem einen der Niststandort des anderen Paares bekannt.

Im Laufe der Brutzeit nimmt die Territorialität ab. Schon in der Legeperiode ist die Aggression so weit abgebaut, daß in einigen Fällen zwei Weibchen ihre Eier in ein Nest gelegt haben (LACK 1958). Das Füttern der Jungvögel durch mehrere Altvögel kommt dagegen regelmäßig vor und wurde in der Literatur oft erwähnt (BAUER 1967, DIESSELHORST 1939, GÉROUDET 1963, GIBB 1942, BRUCH & LÖSCHAU 1961, MAXSE 1942, RAAB 1961, DE THOMAZ DE BOSSIERE 1941; LACK 1958 bringt weitere Literaturhinweise). Der Füttertrieb ist so stark ausgeprägt, daß die Schwanzmeise auch schon beobachtet wurde, wie sie artfremde Bruten mitfütterte (SCHWAMMBERGER 1957, POSSERT 1955). ADDICOTT (1938) fand dasselbe bei der amerikanischen Schwanzmeise (*Psaltiriparus minimus*). Über das Ausmaß der Beteiligung eines dritten Altvogels an der Gesamtfütterungsaktivität und die dadurch

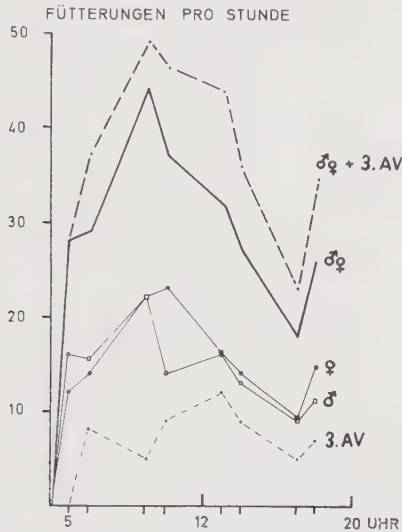


Abb. 29. Zahl der Fütterungen (pro Stunde) und Ausmaß der Beteiligung eines 3. Altvogels von *Aegithalos caudatus*.

verursachte Steigerung der Zahl der Fütterungen pro Stunde gibt Abb. 29 Auskunft. Eine Übersicht über das Vorkommen gemeinsamer Jungenaufzucht im Vogelreich bringt SKUTCH (1961).

Für das Zustandekommen einer gemeinsamen Aufzucht gibt es folgende Möglichkeiten:

1. Nestverlust führt dazu, daß das Paar an einem anderen mitfüttert (DIESELHORST 1939).

2. Einzelne, nicht verpaarte, die aber ebenfalls zur „Kolonie“ gehören, füttern eine fremde Brut mit. Am 10. 6. 1966, fütterte Weibchen Rotweiß ein Junges aus Nest Nr. 1. Die richtigen Eltern waren ebenfalls anwesend, beteiligten sich aber nicht bei der Fütterung. Das Jungen wurde von der einzelnen Schwanzmeise adoptiert.

3. Ein Nest hat nur wenige Junge und diese sperren vergleichsweise wenig. Die Eltern füttern dann an einem anderen Nest mit, während sie die Jungen im eigenen allein versorgen. So beobachtete ich am 4. 5. 1966, wie die Eltern von Nest Nr. 1 bei Nr. 3 mitfütterten, die Jungen im eigenen Nest jedoch allein mit Nahrung versorgten. Die ausgeflogenen Jungen beider Paare wurden am 10., 11. und 12. 5. von allen vier Eltern gleichzeitig gefüttert. Die beiden Jungenschwärme wurden drei Tage später zusammengeführt.

4. Alle Nester sind im gleichen Entwicklungsstadium. Die Altvögel füttern zu viert oder seltener auch drei und mehr Paare zwei (bzw. drei und mehr) Nester ge-

meinsam. Am 18. 5. 1964 fütterten zwei buntberingte Paare gleichzeitig an beiden Nestern gemeinsam.

Vorbedingung zu einem gemeinsamen Füttern ist die Zugehörigkeit der Erwachsenen zur selben „lockeren Brutkolonie“ und die Kenntnis der Neststandorte. Dazu müssen sie sich in Fütterstimmung befinden. Bauende und brütende Schwanzmeisen konnten nie fütternd an einem fremden Nest beobachtet werden.

1.2.2.6. Der Zusammenschluß zum Erwachsenenschwarm

Wenn das Nest beim Übernachten durch die heranwachsenden Jungen zu eng wird, beginnt der erneute Zusammenschluß der Paare einer lockeren Brutkolonie. Dann verlassen zuerst die Männchen das Nest, um am alten Schlafplatz mit den anderen Männchen gemeinsam zu übernachten. Wenige Tage später kommen auch die Weibchen zum alten Schlafplatz zurück. Am 27. 4. 1966 übernachtete nur das Weibchen im Nest; am 29. 4. schlief auch das Weibchen dort nicht mehr, da die Jungen mit acht Tagen schon zu groß geworden waren und auch genügend Eigenwärme besaßen. So schliefen am 4. 5. 1966 wieder alle drei Paare am Schlafplatz im Schloßpark der Vogelwarte. Auch nach dem Ausfliegen der Jungen wurde der Schlafplatz noch beibehalten. Am 8. und 10. 5. 1966 flogen die Jungvögel aus. Ihre Eltern übernachteten getrennt von ihnen am alten Schlafplatz mit den anderen Paaren bis zum 13. 5. Erst am 14. 5. blieben sie bei ihnen. Nach dem Schlüpfen der Jungen wird das Territorium nicht mehr verteidigt. Dieser Rückgang der Aggressivität erfolgt sukzessiv und ist Voraussetzung für eine gemeinsame Jungenaufzucht. Diese wiederum fördert den erneuten Zusammenschluß zum Schwarm, da die Altvögel nicht nur gemeinsam die Jungen füttern, sondern auch gemeinsam nach Nahrung suchen und sich so allmählich die Synchronisierung der Gruppe wieder einstellt.

Schema Verhalten der Schwanzmeisenschwärme im Jahreszyklus

		3 Paare		
Mai		Nr. 1 10 juv.	Nr. 2 9 juv.	Nr. 3 8 juv.
Juni		gemischter Schwarm bestehend aus 33 Exemplaren (27 juv. + 6 ad. = 4 Schwärme)		
Juli— August	Erwachsenenschwarm 6 Exemplare besitzen ein festes Revier	3 Jungenschwärme 27 juv. besitzen kein festes Revier (Fernfunde)		
Januar	Umpaarung			
Februar		Paarung am Balzplatz		
März	Paar 1 Paar 2 Paar 3	diese Paare füllen die Bestände auf		

Der endgültige Zusammenschluß erfolgt, wenn die Jungenschwärme unabhängig sind. Der neugebildete Schwarm besteht aus den Brutpaaren der Teilpopulation, also aus dem ehemaligen Erwachsenenschwarm und den neuangesiedelten Brutpaaren (Schema).

2. Ökologische Funktion der sozialen Organisation

Die beiden Funktionskreise „Territorialverhalten“ und „Sozialverhalten“ stehen in einer wichtigen ökologischen Beziehung zueinander. Ihre relative Stärke regelt das Zusammenleben der Gruppe im Jahreslauf und bedingt das Verteilungsmuster der Art.

2.1. Territorialverhalten

Das kurzfristige Territorialverhalten garantiert dabei die regelmäßige Verteilung der Reviere und stellt eine Regulation der Nestdichte dar. Der Anpassungswert dieser Verteilung in Verbindung mit dem variablen Neststandort wurde im Abschnitt 1.2.2. Höhe und Standort der Nester diskutiert.

2.2. Sozialverhalten

Das Sozialverhalten läßt sich in mehrere wichtige Komponenten zerlegen.

2.2.1. Kontaktschlafen

Das Kontaktschlafen dürfte einen wesentlichen Vorteil für den Energiehaushalt des Vogels beinhalten, wie Untersuchungen von PEARSON (1947) zeigen. Regenerische kalte Nächte und die Winterkälte werden in einer dichten Schlafreihe zweifellos besser überstanden. Im Vergleich zur Kohlmeise spart die Schwanzmeise rund 48% an Verlusten ein, wobei gerade dem Kontaktschlafen die Schlüsselstellung zukommen dürfte.

2.2.2. Rangordnung

Die strenge Rangordnung in der Gruppe sichert dem stärksten den besten Platz in der Schlafreihe und fördert damit seine Überlebenschancen. Das persönliche Kennen und die Rangordnung halten sowohl den Jungen- als auch den Erwachsenenschwarm eng zusammen. Dadurch ist es nicht dem Zufall überlassen, ob eine Schwanzmeise am Abend den Schlafplatz findet oder nicht. Sehr günstige Schlafplätze können zudem durch Tradition über lange Zeiträume aufgesucht werden, da neu in den Schwarm aufgenommene Paare auf Grund der Kenntnis der Alten sofort zu diesem günstigen Schlafplatz geführt werden. Schwarmstruktur und Kontaktschlafen dürften den wesentlichen Vorteil im Vergleich zu den echten Meisen beinhalten, der

sich an der Untersuchung der Todesraten ausgeflogener Jungvögel quantitativ als Selektionsvorteil des Sozialverhaltens beschreiben läßt. Steigert dieses Verhalten die Überlebenschancen nach dem Ausfliegen, so fördert vergleichsweise die ausgeprägte gemeinsame Jungenaufzucht die Ausfliegechance eines vom Nesträuber unentdeckten Nestes. Vier und mehr Altvögel können nicht nur mühelos 10 Jungvögel aufziehen, sondern sogar reichlicher ernähren. Nesthäkchen gibt es bei der Schwanzmeise nicht. Zur Wirksamkeit der Fütterung durch drei Altvögel an einem Nest vgl. Abb. 29.

3. Struktur und Funktion der wichtigsten Verhaltensmuster der Schwanzmeise

Von den Verhaltensweisen zur Fortpflanzungszeit beschrieben DAY (1931) und TOOBY (1948) den Balzflug. Bei diesem auffälligsten Bestandteil der Balz wird der Schwanz abwechselnd gefächert. Der Flug selbst wirkt „gebremst“ und erinnert mit den abwechselnd aufblitzenden weißen Schwanzkanten an einen „Schmetterlingsflug“. Dieser Schauflug findet nur bei intensiver Balz zwischen noch unbekannten Partnern verschiedener Schwärme, also hauptsächlich am Balzplatz der Jungenschwärme statt. Bei den persönlich bekannten Partnern eines Erwachsenenschwarms verläuft die Balz rasch und ohne diese Einleitung durch den Schauflug. Am Balzplatz kommt es nach solchen Balzflügen häufig zu Kämpfen zwischen den Männchen. Während des Fluges bringen beide Zwitscherlaute, die deutlich vom Gesang zu unterscheiden sind.

Während die Männchen balzen, halten sich die Weibchen in der Nähe auf. Häufig suchen sie nach Nahrung. Ist ein Weibchen paarungsbereit, so nähert es sich — leicht mit den Flügeln zitternd — dem Männchen. Dabei gehen die Zwitscherlaute allmählich in Zusammenrücklaute über. Diese sind im Vergleich zu denen, die am Abend zu hören sind, lauter. Das Männchen nähert sich dem Weibchen mit Kopfhoch-Stellung (head-up posture, HINDE 1952), hoch gestellter Haube, gespreiztem Kehlgefieder, hochbeinig, mit Flügelzucken und horizontal zuckendem Schwanz. Dabei macht es kreisende Körperbewegungen. Dieses aggressive „heap-up“ des Männchens wird vom Weibchen mit der Horizontalstellung beantwortet. Dazu „rutscht“ es auf dem Ast hin und her, macht kreisende Körperbewegungen, zeigt angelegtes Kopfgefieder, das als weiße Platte leuchtet, und zuckt ebenfalls mit dem Schwanz. Als Reaktion darauf ändert das noch aggressiv gestimmte Männchen sein Verhalten und zeigt dieselben Bewegungen wie das Weibchen. Sitzen beide parallel nebeneinander und weicht das Weibchen nicht mehr aus, so fliegt das Männchen zur Kopula auf und begattet.

Die Begattung wurde nie an einem Balzplatz oder im Schwarm beobachtet. Mit der Überwindung der Individualdistanz scheint sich die Paarbildung vollzogen zu

haben. Das Paar verläßt daraufhin die Gruppe und gründet ein eigenes Revier, in dem es dann zur Kopula kommt.

Der Schwarmzusammenhalt wird besonders durch das allabendliche Zusammenrücken gewährleistet und verstärkt. Bei diesem Zusammenrücken werden wie bei der Balz die gleichen Verhaltensweisen zur Überwindung der Individualdistanz herangezogen. Die Männchen zeigen zunächst das aggressive Kopf-hoch mit gespreiztem Kehlgefieder (Abb. 30). Ein so aggressiv gestimmtes Männchen gelangt noch nicht in die Schlafreihe, da die bereits anwesenden Schwanzmeisen dann wieder auseinanderfliegen. Bei geringerer Intensität der Aggression zeigen Männchen und Weibchen die gleichen Verhaltensweisen. Mit horizontalgehaltenem Körper „rutschen“ sie auf dem Ast hin und her (ritualisierte Annäherung und Flucht) (Abb. 31). Bleiben zwei beieinander, so schauen sie sofort weg (Abb. 32) und beginnen nach einigen Augenblicken sich nach der vom Partner abgewandten Seite zu putzen (Abb. 33). Sie putzen zuerst immer die Flügelunterseiten. Diese Bewegungsweise führt schließlich in richtiges Putzen über („transitional action“ LIND 1955). Der stereotype Beginn stellt möglicherweise eine ritualisierte Übersprungbewegung dar.

Haben sich die beiden ersten beruhigt, dann kommt eine dritte und fliegt den beiden anderen auf den Rücken, um sich dazwischenzudrängen (Abb. 28). Dabei reagieren die Sitzenden anfangs noch aggressiv, was u. U. zu einem Auseinanderfliegen der Reihe führen kann. Während des Zusammenrückens halten sich die nicht beteiligten unbeweglich und ruhig in der Nähe auf (Wartestellung).



Abb. 30. Schwanzmeisen beim Zusammenrücken: Kopf-hoch-Stellung („head-up“). Foto: H. LÖHRL.



Abb. 31. Schwanzmeisen beim Zusammenrücken: ritualisiertes „Hin- und Herrutschen“. Im Hintergrund eines in Wartestellung. Foto: H. LÖHRL.



Abb. 32. Schwanzmeisen beim Zusammenrücken: Wegsehen. Foto: H. LÖHRL.



Abb. 33. Schwanzmeisen in der Schlafreihe: ritualisiertes Flügelputzen nach erfolgreichem Zusammenrücken und Wegsehen. Foto: H. LÖHRL.

Wesentliche Komponenten der Balz sind damit in den Funktionskreis des sozialen Reihenschlafens übernommen worden und charakterisieren den Entstehungsursprung im Laufe der Evolution. Wie die Balz die Paare zusammenhält, so garantiert das soziale Reihenschlafen den engen Gruppenzusammenhalt.

Abb. 34 zeigt vier Schwanzmeisen in einer Schlafreihe.

Der vermutliche Entstehungsweg dieses Sozialverhaltens aus der Balz gibt eine Erklärungsmöglichkeit für die Bedeutung der Jugendbalz. Diese wäre demzufolge die wichtige Voraussetzung für das Zustandekommen der Gruppenbildung, und sie setzt bezeichnenderweise auch bereits sehr früh nach dem Ausfliegen mit allen Komponenten ein, die zum Zustandekommen der Schlafreihe nötig sind. Zur Kopula kommt es in der Jugendbalz nicht, auch nicht, anders als es KOENIG (1951) für die Bartmeise (*Panurus biarmicus*) berichtet, zu einer Verlobung. Eine weitere Stütze für diese Theorie ist das Verhalten einer handaufgezogenen Schwanzmeise, die aus dem Schwarm gerade zur Zeit der aufflackernden Rangordnungskämpfe entfernt und einzeln aufgezogen wurde. Dieser Vogel entwickelte trotz Ruf- und Sichtkontakt mit den übrigen fünf Tieren des Schwarmes die typischen Züge des Sozialverhaltens nicht. Er duldete später keine andere Schwanzmeise mehr in seiner Nähe, wurde weniger zahm, trotz intensiverer Beschäftigung mit ihm, und man hatte durchaus den Eindruck, daß sein Verhalten irgendwie gestört war.

Das soziale Verhalten der Schwanzmeise zeigt somit auch wichtige Parallelen zur sozialen Organisation der höheren Säugetiere auf, die grundsätzlich Kompo-



Abb. 34. Schwanzmeisen in der Schlafreihe (4 Exemplare) (Kontaktschlafen). Foto: H. LÖHRL.

nenten aus dem Sexualverhalten zum Aufbau des Sozialverhaltens übernommen haben (EIBL-EIBESFELDT 1967). Eine analoge Entwicklung fand auch IMMELMANN (1965) beim Sozialverhalten der Prachtfinken und KOENIG (1951) bei der Bartmeise.

Ein Vergleich mit diesen und der Gruppe der echten Meisen ist in Vorbereitung.

Zusammenfassung

Das Ziel dieser Arbeit ist es, quantitative Angaben über den Anpassungswert des Sozialverhaltens bei der Schwanzmeise zu machen. Dazu wurden Freilanduntersuchungen an süd-deutschen Populationen (am Bodensee und am unteren Inn) durchgeführt, und der Verlauf der Sterberaten an Hand des Beringungsmaterials der Vogelwarten Radolfzell und Helgoland festgestellt. Das Sozialverhalten wurde an einer buntberingten Freilandpopulation und an drei handaufgezogenen Schwärmen in der Voliere untersucht. Zur räumlichen Trennung der nahrungsökologischen Nischen von Kohl-, Blau- und Schwanzmeise konnten die umfangreichen Arbeiten von GIBB (1954) herangezogen werden. Sie sind durch eigene Feststellungen ergänzt. Die Befunde dürften grundsätzlich den Verhältnissen in Süddeutschland vergleichbar sein.

Die ökologische Nische

Die Populationsdynamik der Schwanzmeise wird im Gegensatz zu den meisten anderen Singvögeln von den Faktoren der Witterung nur relativ wenig beeinflusst. Wetterbedingte Nestverluste sind mit 8% gering, wobei den wärmeisulatorischen Funktionen des Nestes besondere Bedeutung zukommt. Die Abnahme der Temperatur im Nest ist im Vergleich zu einer Weidenmeisennaturhöhle bedeutend geringer. Grundlage für die Beurteilung von witterungsbedingten Ausfällen flügger Jungen und erwachsener Schwanzmeisen bilden die Sterblichkeitsraten aus dem Beringungsmaterial. Im Vergleich zur Kohlmeise zeigt die Schwanzmeise eine starke Reduktion der Ausfälle nach dem Ausfliegen und der Winterverluste. Die mediane Lebenserwartung ausgeflogener Schwanzmeisen ist um ca. 9 Monate größer. Dabei dürften wohl kaum grundlegende nahrungsökologische Unterschiede die Hauptrolle spielen, da sich bei der Bestimmung der ökologischen Nische starke Überschneidungen im Juli und eine gute Nischentrennung im Winter im Vergleich zu Kohl- und Blaumeise ergaben. Die Schwanzmeise sucht hauptsächlich an den äußersten Ästchen und Zweigspitzen und in dem daran angrenzenden Luftraum nach Nahrung, während die Blaumeise etwas dickere lebende und abgestorbene Ästchen bevorzugt und die Kohlmeise schließlich die dicksten Äste und Stämme und den Boden wählt. Eine Anpassung an bestimmte Baumarten oder -höhen liegt dagegen nicht vor.

Der kennzeichnende lange Schwanz, die kurzen runden Flügel, die relativ langen Beine, sowie der kurze Schnabel werden als Anpassungen an die artspezifische Nische betrachtet. Dazu gehören auch typische Verhaltensweisen wie das „Hängend-aus-der-Faust-Fressen“.

Verluste durch Feinde sind nach dem Ausfliegen ebenfalls gering und für die Populationsdynamik wahrscheinlich bedeutungslos. Dagegen stellt der vom Nesträuber ausgeübte Feinddruck die populationsbeschränkende Größe dar. Allein vom Eichelhäher werden ca. 50% aller Nester zerstört, und die Gesamtverlustquote betrug in der Population am Bodensee 76%; in England sogar 84%.

Gegen Verlust durch Nesträuber wurden eine Reihe von Anpassungen festgestellt. Das Nest ist durch „Rindenmimikry“ und durch Verschluß des Einflugloches geschützt. Der variable Niststandort, verbunden mit regelmäßiger Verteilung der Reviere, ist wahrscheinlich eine Anpassung gegen systematisches Suchen des Nesträubers. Möglicherweise stellt der charakteristische Rüttelflug in Nestnähe eine „Verhaltensmimikry“ dar. Kurze Nestlingszeit und Aufzucht der Jungen durch mehrere Altvögel steigern die Ausfliegechancen nicht zerstörter Nester.

Aus diesen Anpassungen, sowie dem Kontaktschlafen, wird im Vergleich zur Kohlmeise, der diese Verhaltensweisen fehlen, ein Anpassungswert von rund 50% gesteigerter Überlebenschancen abgeleitet. Diese Überlebenschancen kompensieren die Nestverluste vollständig, so daß

eine umgekehrte Situation wie bei der Kohlmeise entsteht, bei der einem geringen Nestverlust eine hohe Jungen- und Wintersterblichkeit gegenübersteht.

Das Sozialverhalten

Die soziale Organisation der Schwanzmeise ist durch dauernden Zusammenhalt des Schwarmes und gemeinsamen Kontaktschlaf gekennzeichnet. Dieser soziale Zusammenhalt tritt bereits im Jugendschwarm in Erscheinung. Unmittelbar nach dem Ausfliegen rücken die Jungen in eine dicht gedrängte Reihe zusammen, in der sie auch gefüttert werden. Etwa 3 Wochen später beginnt die Jugendbalz, in deren Verlauf eine lineare Rangordnung — von der die Weibchen ziemlich unabhängig sind — gebildet wird. Sie drückt sich hauptsächlich darin aus, daß beim abendlichen Zusammenrücken die Stärksten in die Mitte fliegen. Der Jungenschwarm bleibt als Einheit bis zur Balz im nächsten Frühjahr erhalten, obwohl sich tagsüber mehrere Schwärme zur gemeinsamen Nahrungssuche zusammenschließen können. Am Abend trennen sich die einzelnen Schwärme wieder. Im Vorfrühling erfolgt die Verpaarung, wobei sich gewöhnlich zwei oder mehr Schwärme an gemeinsamen „Balzplätzen“ treffen. Diese Balzplätze halten offenbar den Genfluß aufrecht und verhindern Geschwisterverpaarungen. Die gebildeten Paare schließen sich den ansässigen Erwachsenenschwärmen an und werden im Laufe der Brutzeit von diesen in die Schlafgemeinschaft aufgenommen. Das Verhalten des Erwachsenenschwarmes gleicht stark dem der Jungenschwärme, jedoch besitzt er — im Gegensatz zu diesen — ein Dauerrevier, das zur Brutzeit in die Territorien der Einzelpaare aufgeteilt wird. Balz und Verpaarung finden innerhalb eines Schwarmes im Januar–Februar statt.

Die wichtigsten sozialen Verhaltensweisen werden dazu detailliert beschrieben.

Die ökologische Funktion dieser sozialen Organisation

ist durch zwei Komponenten gekennzeichnet: So reduziert einerseits der Kontaktschlaf wetterbedingte Ausfälle und gibt damit erfolgreich ausgeflogenen Jungen erhöhte Überlebenschancen. Das Territorialverhalten im Laufe der Brutzeit verhindert andererseits zu starken Zusammenschluß (Bildung von Kolonien) und dürfte somit die Chancen, daß einzelne Nester nicht entdeckt werden, steigern. Da aber die Integrität des Schwarmes trotzdem nicht verlorengeht, sind die Nester nahe genug beieinander, um den übrigen Schwarmmitgliedern bekannt zu sein. Daraus erwächst die Möglichkeit einer gemeinsamen Jungenaufzucht.

Die soziale Organisation der Schwanzmeise stellt somit einen Kompromiß dar zwischen den entgegengesetzten Tendenzen von Feinddruck und abiotischem Umweltdruck. Ersterer tendiert zur Zerstreuung der Population, letzterer zum sozialen Zusammenschluß.

Literatur

- ACLAND, C. M. (1924), The nest building habits of the Long-tailed Tit. *Brit. Birds* **17**, 243–244.
 ADDICOTT, A. B. (1938), Behavior of the Bush-Tit in the Breeding Season. *The Condor* **11**, 49–63.
 ANDREWARTHA, H. G. (1961), Introduction to the study of animal populations. Phoenix Books, Chicago.
 — & BIRCH (1954), The distribution and abundance of animals. The University of Chicago Press, London.
 ARMSTRONG, E. A. (1958), Correspondence “The Nesting Sites of the Long-Tailed Tits”. *Bird Study* **5**, 215.
 (1959), Correspondence of “The Origin of the Long-Tailed Tit”. *Bird Study* **6**, 143.

- ASTLEY, A. (1923), Number of feathers of nests of Long-Tailed Tits. *Brit. Birds* **16**, 252—253.
- BAARS, W. (1952), Zu „Bemerkenswerte Beobachtung an der Schwanzmeise (*Aegithalos caudatus europaeus*)“. *Orn. Mitt.* **4**, 260—261.
- BAILEY, R. S. (1967), An index of bird population changes on farmland. *Bird Study* **14**, 195—209.
- BAUER, K. (1967), Über eine gelungene Zucht der Schwanzmeise (*Aegithalos caudatus*). *Die Gefiederte Welt* **91**, 121—123 und 146—148.
- BERNDT, R., und MEISE, W. (1962), *Naturgeschichte der Vögel*. Band II, Francksche Verlags-handlung.
- BETTS, M. M. (1955), The food of Titmice in oakwoodland. *J. Anim. Ecology* **24**, 282—323.
- BREHME, S. (1966), Beobachtungen zur Tagesaktivität von Meisenschwärmen im Winter. *Natur und Naturschutz in Mecklenburg* **4**, 187—200.
- BERWER, R. (1961), Comparative notes on the life history of the Carolina Chickadee. *Wilson Bull.* **73**, 348—373.
- (1963), Ecological and reproductive relationships of Black-capped and Carolina Chickadees. *Auk* **80**, 9—47.
- BROWN, R. H. (1924), The Nest-Building and other breeding habits of the Long-Tailed Tit. *Brit. Birds* **17**, 206—207.
- BRUCH, A., und LÖSCHAU, M. (1961), Sechs Schwanzmeisen füttern die gleiche Brut. *Der Falke* **8**, 283.
- CASEMENT, M. B. (1951), Three Long-Tailed Tits at one Nest. *Brit. Birds, Lond.* **44**, 388—389.
- CLODIUS, G. (1891), Über den Nestbau der Schwanzmeise. *Orn. Monatsschr.* **16**, 37—42.
- (1900), Protokoll, geführt beim Bau eines Schwanzmeisennestes. *Ebenda* **25**, 453—456.
- CORBET, A. ST. (1923), Number of feathers of Nests of Long-Tailed Tits. *Brit.* **16**, 217—218.
- CSABA, J. (1952/55), Irregular Nesting-Sites of Birds. *Aquila* **59**—62, 455.
- DARWIN, CH. (1859), *Die Entstehung der Arten*. Reclam 1967.
- DAY, P. L. (1931), Possible courtship flight of Long-Tailed Tit. *Brit. Birds* **24**, 338.
- DIESSELHORST, G. (1939), Von der Schwanzmeise. *Beitr. Fortpfl. Biol.* **15**, 169—170.
- DIXON, K. L. (1961), Habitat distribution and niche relationships in North American species of *Parus*. W. F. BLAIR, *Vertebrate speciation* Univ. Texas Press, Austin, p. 179—216.
- EIBL-EIBESFELDT, I. (1953), Zur Ethologie des Hamsters (*Cricetus cricetus* L.). *Z. Tierpsychol.* **10**, 204—254.
- (1967), *Grundriß der vergleichenden Verhaltensforschung*. Piper Verlag.
- ELTON, C. (1927), *Animal ecology*. Lond. Sidgwick & Jackson.
- FAUST, B. (1965), Beobachtungen beim Bau des Nestes der Schwanzmeise. *Luscinia* **38**, 75—78.
- FELIX, J. (1958), Zur Kenntnis der Tagesaktivität der Meisen der Gattungen *Parus* und *Aegithalos*. *Sylvia* **15**, 5—21; Besprech. v. H. BRUNS in *Waldhygiene* **3**, 173.
- FRIELINGHAUS, F. (1953), Schwarmverhalten bei der Schwanzmeise. *Beitr. Naturh. Nieders.* **6**, 12—13.
- GAIT & TUCKETT, C. (1924), The nest building habits of the Long-tailed Tit. *Brit. Birds* **17**, 243—244.
- GENTZ, K. (1955), Zur Nestbauweise der Schwanzmeisen. *Der Falke* **2**, 201—202.
- GERBER, R. (1943), Schwanzmeisen vertilgen Schildläuse. *Deutsche Vogelwelt*, p. 19.
- GÉROUDET, P. (1963), *Les Passereaux, II. des Mésanges aux Fauvettes*. Édition Delachaux, Suisse, p. 46—50.
- GIBB, J. A. (1942), Three Long-tailed Tits feeding one brood. *Brit. Birds* **35**, 59.
- (1954), Feeding ecology of tits, with notes on treecreeper and goldcrest. *The Ibis* **96**, 513—543.
- (1956), Territory in the Genus *Parus*. *The Ibis* **98**, 420—429.
- GRUBB, D. B. (1945), Roosting Behavior of Long-Tailed Tits. *Brit. Birds* **38**, 54.

- HAMERSTROM, F. (1942), Dominance in winterflocks of chickadees. *Wilson Bull.* **54**, 32—42.
- HARRISON, C. J. O. (1962), Solitary song and its Inhibition in some Estrildidae. *J. f. Orn.* **103**, 369—373.
- (1969), The fixed feeding pattern of young Golderests. *Bird Study* **16**, 62—63.
- HARTERT, E. (1960), Die Vögel der Palaearktischen Fauna. Band I.
- HARTLEY, P. T. H. (1953), An ecological study of feeding habits of the English tits. *J. Anim. Ecology* **22**, 261—288.
- HEINROTH, O. (1926), Die Vögel Mitteleuropas. Bd. I, 127—129.
- HELLMAYR, C. E. (1903), Paridae, Sittidae und Certhiidae. Aus: Das Tierreich. Berlin.
- HINDE, R. A. (1952), The Behaviour of the Great Tit (*Parus major*) and some other related species. Leiden, E. J. BRILL 1952.
- HUTCHENSON, G. E. (1959), Homage to Santa Rosalia or Why are there so many kinds of animals? *The American Naturalist* XCIII, 145—159.
- IMMELMANN, K. & G. (1967), Verhaltensökologische Studien an afrikanischen und australischen Estrildidae. *Zool. Jb. Syst.* **94**, 609—686.
- ISENMANN, P. (1966), Un nid à terre de Mésange à longue queue. *L'Oiseau* **36**, 73—74.
- JOHANSEN, H. (1944), Die Vogelfauna Westsibiriens II/1. *J. f. Orn.* **92**, 145—303.
- KIPP, F. A. (1968), Die Schwanzform der jungen Schwanzmeise (*Aegithalos caudatus*). *Die Vogelwarte* **24**, 284—285.
- KLOPFER, P. H. (1968), Ökologie und Verhalten. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
- KLUJVER, H. N. (1951), The population ecology of the Great Tit, *Parus m. major* L. *Ardea* **39**, 1—135.
- KOENIG, O. (1951), Das Aktionssystem der Bartmeise (*Panurus biarmicus* L.). *Öster. zool. Zeitschr.* **3**, 1—82 und 247—325.
- KUNKEL, P. (1967), Display facilitating sociability in Waxbills of the Genera *Estrilda* and *Lagonosticta* (Fam. Estrildidae). *Behaviour* **29**, 237—261.
- LACHNER, R. (1956), Schwanzmeise als Koloniebrüter? *Die Vogelwelt* **77**, 29.
- LACK, D. (1947), Darwin's Finches. Cambridge.
- LACK, D & E. (1958), The nesting of the Long-tailed Tit. *Bird Study* **5**, 1—19.
- LAMBERT, H. (1931), Geschwisterehe der Schwanzmeise. *Luscinia* **4**, 31.
- VAN LAWICK-GOODALL, J. (1967), My friends the Wild Chimpanzees. National Geographic Society, Washington.
- LIND, H. (1959), The activation of an instinct caused by a "transitional action". *Behaviour* **14**, 123—135.
- LÖHRL, H. (1950), Zur Biologie des Kuckucks. *Orn. Ber.* **3**, 120—125.
- (1964), Verhaltensmerkmale der Gattung *Parus* (Meisen). *Aegithalos* (Schwanzmeisen), *Sitta* (Kleiber), *Tichodroma* (Mauerläufer) und *Certhia* (Baumläufer). *J. f. Orn.* **105**, 153—181.
- Zwei regional und ökologisch getrennte Formen des Trauerschnäppers (*Ficedula hypoleuca*) in Südwestdeutschland. *Bonner Zool. Beitr.* **16**, 268—283.
- (1966), Einige Zahlen zur Brutbiologie des Kleibers (*Sitta europaea*). *Anz. Orn. Ges. Bayern* **7**, 717—722.
- (1968), Das Nesthäkchen als biologisches Problem. *J. f. Orn.* **109**, 383—395.
- LORENZ, K., (1963), Das Sogenannte Böse. Zur Naturgeschichte der Aggression. Borotha Schoeller Verlag, Wien.
- MACARTHUR (1958), Population ecology of some warblers of northeastern coniferous forests. *Ecology* **39**, 599—619; und Readings in Population and Community Ecology 143—163. W. B. Saunders Company Philadelphia.
- MAYFIELD, G. R. (1937), Observations on mixed flocks in autumn. *The Migrant* **8**, 47—49.

- MANSE, V. (1943), Four Long-Tailed Tits feeding Young at Nest. Brit. Birds London **36**, 55.
- (1950), The British Long-Tailed Tit (*Aegithalos caudatus roseus*). How its Nest is built. Proc. X. Inter. Orn. Congr. Uppsala, 563—566.
- MELDE, M. (1957), Zum Nestbau der Schwanzmeisen. Der Falke **4**, 169—170.
- MERIKALIO, E. (1958), Finnish Birds: Their distribution and numbers.
- MORRIS, D. (1956), The feather postures of birds and the problem of the origin of social signals. Behaviour **9**, 75—113.
- NAKAMURA, T. (1962), Observations on the breeding biology of the Long-tailed tits, *Aegithalos caudatus trivirgatus* (Summary). Mis. Rep. of the Yamashina Inst. for Orn. and Zool. **3**, 155—173.
- (1967), Display for Winter flocking behaviour of Longtailed tit. Tori, Bull. Orn. soc. Japan **18**, 143—152. (Summary.)
- NETHERSOLE — THOMPSON, C. & D. (1944), Nestsite selection by birds. Brit. Birds **37**, 90.
- NICE, M. M. (1964), Studies in the life history of the Song Sparrow. Dover Publ. New York, 2 Vol.
- ODUM, E. P. (1941/42), Annual cycle of the Black-capped Chickadee. Auk **58**, 314—333, 518—535, **59**, 499—531.
- OWEN, J. H. (1945), The nesting of the Long-tailed Tit. Brit. Birds **38**, 271—273.
- (1959), The origin of the Long-tailed tit. Bird Study **6**, 81.
- PAECHNATZ, H. (1936), Aus dem Tageslauf überwinterner Schwanzmeisen. Vogelzug **7**, 175—179.
- PEARSON, O. P. (1947), The rate of metabolism of some small mammals. Ecology **28**, 127—145.
- PFEIFER, S. (1938), Die Schwanzmeise als Erdbrüter. Beitr. Fortpfl. Biol. **14**, 146.
- (1948), Etwas zur Haltbarkeit von Schwanzmeisennestern. Luscinia **21**, 9.
- POSSERT, A. (1955), Schwanzmeise hilft bei der Aufzucht einer Kohlmeisenbrut. Orn. Beob. **52**, 96.
- RAAB, K. (1961), Vier fütternde Schwanzmeisen an einem Nest. Luscinia **34**, 27.
- RAPPE, A. (1959), *Aegithalos caudatus*. Gerfaut **49**, 109.
- RINGLEBEN, H. (1956), Fütterung flügger Schwanzmeisen durch drei Altvögel. Die Vogelwelt **77**, 122.
- ROKITANSKY, G. (1952), Bemerkenswerte Beobachtung an der Schwanzmeise. Orn. Mitt. **4**, 183.
- SAGER, H. (1937), Schwanzmeisennester. Beitr. Fortpfl. Biol. **13**, 195—196.
- (1944), Von der Schwanzmeise. Beitr. Fortpfl. Biol. **20**, 69.
- SAUNDERS, W. B. (1965), Readings in population and community ecology. W. B. Saunders Company, Phil. and London.
- SAVAGE, E. U. (1923), Number of feathers in Nests of Long-Tailed Tits. Brit. Birds **16**, 217—218.
- SCHLEGEL, J. & S. (1966), Zur Brut der Schwanzmeise im oberen Erzgebirge. Beitr. zur Vogelkunde **12**, 123.
- SCHWAMMBERGER, K. (1957), Schwanzmeise füttert bei einer Kohlmeisenbrut, obgleich jenes Nest nicht verwaist war. Die Vogelwelt **78**, 101—102.
- SCHWERTFEGER, F. (1963), Ökologie der Tiere — Autökologie. Paul Parey Verlag.
- (1968), Ökologie der Tiere — Demökologie. Ebenda.
- SKUTCH, A. F. (1961), Helper among birds. Condor **63**, 198—226.
- SMITH, S. M. (1967), An ecological study of winter flocks of the Black-capped and Chestnut-backed Chickadees. Wilson Bull. **79**, 200—207.
- STEINER, H. M. (1968), Drei Schwanzmeisen füttern an einem Nest. Egretta **11**, 58—59.
- STURMAN, W. A. (1968a), Description and analysis of breeding habits of the Chickadees, *Parus atricapillus* and *P. rufescens*. Ecology **49**, 418—431.
- (1968b), The foraging ecology of *Parus atricapillus* and *P. rufescens* in the breeding season, with comparisons with other species of *Parus*. The Condor **70**, 309—322.
- TAYLER, J. (1945), Long-tailed Tits still feeding presumed young in autumn. Brit. Birds **38**, 213.

- DE THOMAZ DE BOSIÈRE (1941), Quelques observations sur la Mésange à Longue Queue. Le Gerfaut **31**, 23—30.
- TOOBY, J. (1947), Roosting Behaviour of Long-Tailed Tits. Brit. Birds **40**, 310.
- (1948), Notes on the Behaviour of Blue and Long-Tailed Tits in Winterflocks. Brit. Birds **41**, 259—260.
- TURCEK, F. (1961), Ökologische Beziehungen der Vögel und Gehölze. Verlag der slovakischen Akademie der Wissenschaften, Bratislava.
- UTTENDÖRFER, O. (1952), Neue Ergebnisse über die Ernährung der Greifvögel und Eulen. Ulmer, Stuttgart.
- VAURIE, CH. (1957), Systematic Notes on Palearctic Birds No. 28. The Families Remizidae and Aegithalidae. Amer. Mus. Novit. No. 1853.
- VOOUS, K. H. (1962), Die Vogelwelt Europas und ihre Verbreitung. Paul Parey, Hamburg.
- WALLACE, G. (1941), Winter studies of color-banded chickadees. Bird Banding **12**, 49—67.
- WEINZIERL, H., und HOLLENBACH, H. (1964), Untersuchungen über Altersaufbau, Schwankungen und Wanderungen einer Kohlmeisen- und Blaumeisenpopulation des Donau-Auwaldes. Orn. Mitt. **16**, 131—136.
- WING, L. (1941), Size of bird flocks in winter. Auk **58**, 188—194.
- WOLTERS, H. E. (1952), Zu: Beobachtungen an der Schwanzmeise. Orn. Mitt. **4**, 283.
- WYNNE-EDWARDS, W. C. (1962), Animal dispersion in relation to social behaviour. Oliver and Boyd, Edinburgh and London.
- ZETTL, H. (1962), Schwanzmeise als Bodenbrüter auf dem Kückkopf. Luscinia **35**, 41.

Anschrift der Verfasserin: Dr. HELGARD REICHHOLF-RIEHM, 744 Nürtingen, Haus Neckerhalde.

Lebenslauf

Am 8. 11. 1940 wurde ich, HELGARD RIEHM, als Tochter des Arztes und Fabrikanten Dr. WILHELM RIEHM (gest. am 29. 7. 1964) und seiner Frau Dr. SUSANNE RIEHM geborene BEUTLER, in Stuttgart geboren. Nach 4 Jahren Volksschule in Nürtingen kam ich 1951 in das dortige Gymnasium, wo ich im Frühjahr 1961 mein Abitur ablegte.

Mein besonderes Interesse galt den Naturwissenschaften, insbesondere der Zoologie. Ich studierte daher zunächst acht Semester an der naturwissenschaftlichen Fakultät der Eberhard-Karls-Universität Tübingen Zoologie, Botanik und Chemie. Von August 1963 bis März 1964 unterbrach ich das Studium, da ich die Gelegenheit hatte, am „Instituto Butantan“ der Universität São Paulo in Brasilien drei Lehrgänge über Vogelspinnen, Skorpione und Giftschlangen zu absolvieren.

Im Sommer 1965 begann ich am Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie bei Dr. H. LÖHRL in Möggingen mit den Untersuchungen zu meiner Dissertation über Ökologie und Verhalten der Schwanzmeise. Die Arbeit wurde mit Mitteln der Max-Planck-Gesellschaft gefördert. Im Wintersemester 1965/66 ging ich nach München, um am Zoologischen Institut Ökologie zu studieren. Die Vorlesungen und Kolloquien von Prof. J. JACOBS besuchte ich mit besonderem Interesse, um die theoretische Basis zu meiner Arbeit zu bekommen. Mit dem Sommersemester 1969 schloß ich mein Studium ab.

Die Dissertation übernahm Dr. habil. I. EIBL-EIBESFELDT vom Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie in Seewiesen zur Vorlage bei der Naturwissenschaftlichen Fakultät der Ludwig-Maximilians-Universität München. Die Untersuchungen zum Thema der Dissertation konnte ich im Sommer 1969 abschließen.

HELGARD RIEHM

